

# Studien über Gefässbündeltypen und Gefässformen.

Von

Dr. P. Emmanuel Scherer, O. S. B.









## Einleitung.

Angeregt durch die Arbeit von W. Laux „über die Leitbündel im Rhizom monokotyler Pflanzen“, hatte ich zuerst die Absicht, eine vergleichend anatomisch-physiologische Bearbeitung der sogenannten konzentrischen Bündel, soweit solche für die Phanerogamen bekannt sind, zu versuchen. Verschiedene Gründe jedoch brachten mich von meinem Vorhaben ab, einerseits der Mangel an Arbeitsmaterial, andererseits die Tatsache, dass ich bei den Vorarbeiten auf einige Dinge stiess, welche meine vollste Aufmerksamkeit in Anspruch nahmen und mir einer weiteren Verfolgung wert erschienen.

So ist die vorliegende Arbeit\*) entstanden, deren erster Teil einen Beitrag zur Kenntnis der Gefässbündelformen des Monokotylenstammes enthält, während sich der zweite mit den Primordialgefässen, vorzüglich der Wurzeln befasst. Es scheint vielleicht noch einer Rechtfertigung zu bedürfen, dass hier Dinge, die als längst bekannt und erledigt gelten, aufs neue zur Sprache kommen, aber wohl jeden, der sich mit einem enger umgrenzten, wenn auch scheinbar noch so gut bekannten Gegenstande beschäftigt hat, wird das Gefühl überkommen sein, dass oft gerade das, was man allgemein für ausgemacht hält, am meisten verdiente, untersucht zu werden.

Zudem glaube ich, ein gewisses Gewicht darauf legen zu dürfen, dass diese Arbeit auf dem Boden anatomisch-physiologischer Betrachtungsweise steht. Wenn die ältere vergleichende Anatomie auch eine reiche Fülle von Tatsachen erschloss, wofür Werke, wie jenes von de Bary, beredtes Zeugnis ablegen, so ist dieselbe doch fast immer am Nachweise des Zusammenhanges zwischen morphologischem Bau und physiologischer Leistung vorbeigegangen. Zur Auffüllung dieser Lücke etwas beizutragen, ist ein weiterer Zweck dieser Arbeit.

\*) Die Arbeit erschien zuerst in den Beiheften zum „Bot. Zentralblatt“ Bd. XVI, Heft 1, S. 67–110. Der Verleger, Herr Dr. G. Fischer in Jena, war so freundlich, zu dem vorliegenden Nachdrucke die beigehefteten Tafeln zu liefern, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen Dank ausspreche.



I.

## Ueber die Gefässbündeltypen der Monokotylen.

### § 1. Einteilung der Bündel. Gesichtspunkte über den Zusammenhang zwischen Bau und Funktion derselben.

Die grosse Mannigfaltigkeit, welche die Gefässbündel der monokotylen Stämme im Gegensatz zu den *Dikotylen* in ihrem Baue zeigen, berechtigt uns zur Aufstellung von Gefässbündeltypen. Bei einer solchen lässt sich aber ein einheitliches Prinzip nicht gut anwenden, und so habe ich in der folgenden Gruppierung sowohl die Lagerung von Hadrom und Leptom zueinander, als auch gewisse auffallende Grössenunterschiede in der Ausbildung der Elemente des erstern zur Abgrenzung herangezogen. Die einzige bis jetzt versuchte oder mir wenigstens bekannt gewordene Einteilung rührt von Russow<sup>1)</sup> her. In teilweiser Anlehnung an dieselbe glaube ich etwa folgende Typen, die aber durch zahlreiche Uebergänge miteinander verbunden sind, aufstellen zu können:

1. Typus. Leptom vom Hadrom vollständig oder beinahe vollständig umgeben; sämtliche grossen Gefässe ungefähr gleichlumig. In den Rhizomen sehr vieler monokotyler Pflanzen.

2. Typus. Leptom dem Hadrom angelagert, sich gegenseitig begrenzend mit einer grossen Berührungsfläche, welche im Querschnitt entweder eine gerade Linie oder eine Ausbeugung nach der einen oder andern Seite darstellt. Ohne auffallend grosse Gefässe. Hierher gehören die meisten *Liliaceen*. Dieser Typus ist wenig einheitlich und besonders mit dem vorhergehenden durch Uebergänge verbunden.

3. Typus. (*Asparageen*-Typus Russows). Leptom vom Hadrom in Form zweier Schenkel, die je 2—3 grosse Gefässe führen, umlagert. Findet sich bei *Asparagus* und einer kleinen Anzahl anderer von Russow namhaft gemachter Pflanzen.

4. Typus. (*Gramineen*-Typus Russows). Leptom vom Hadrom in Form zweier Schenkel, welche je ein sehr grosses Gefäss führen, umlagert. Bei den meisten Gräsern.

5. Typus. (Teilweise Palmen-Typus Russows). Leptom dem Hadrom angelagert, welches letzteres die grössten Gefässe in der Mitte führt; bei einem Teile der Palmen, ferner nach Russow auch bei *Aroideen* und einigen *Scitamineen*.

6. Typus. Leptom dem Hadrom angelagert, Ersteres in zwei Teile geteilt, die tangential nebeneinander liegen. Hierher möchte ich die Gefässbündel einiger Palmen und gewisser anderer Pflanzen rechnen, deren Verzeichnis Kny<sup>2)</sup> mitteilt. Ferner dürften auch die Stammbündel von *Tofieldia calyculata* Wahlbg. hierher zu ziehen sein.

7. Typus. Leptom dem Hadrom angelagert. Ersteres in zwei oder mehr Teile gesondert, die radial hintereinander liegen. Hierher sind zu rechnen die ebenfalls von Kny<sup>3)</sup> beschriebenen Leitbündel einiger *Dioscoreaceen*, welchen ich noch jene von *Tamus communis* L. beifügen möchte.

8. Typus. Leptom dem Hadrom angelagert, mit sehr kleiner Berührungsfläche. Beide Teile radial gestreckt. Dieser Typus findet sich am schönsten bei *Scilla bifolia* L. und einigen andern Zwiebelgewächsen, worauf ich weiter unten zurückkommen werde.

9. Typus (*Scitamineen*-Typus Russows). Leptom dem Hadrom angelagert. An der Begrenzungsstelle beider findet sich eine Einschnürung. Hierher sind nach Russow zu rechnen die Bündel gewisser *Scitamineen*, *Bromeliaceen*, *Pandaneen* und *Typhaceen*.

Zunächst möchte ich bemerken, dass die Merkmale, wie sie der vorliegenden Einteilung zugrunde gelegt sind, sich meistens nur auf die grössern Bündel eines Querschnittes beziehen; die kleineren und die dem Rande genäherten zeigen öfters einen abweichenden Bau.

Ferner mag vielleicht auffallend erscheinen, dass ich die sogenannten konzentrischen Bündel als 1. Typus den übrigen Formen kollateraler Bündel an die Seite gestellt habe.

<sup>1)</sup> Russow, Betrachtungen. pg. 35.

<sup>2)</sup> Kny, Abweichungen im Bau des Leitbündels der *Monocotyled.* pg. 96.

<sup>3)</sup> Kny, Abweichungen. pg. 104.



Ich halte dafür, dass das konzentrische Bündel, wie es bei *Monokotylen* auftritt, nur eine besondere Modifikation des kollateralen ist. Diese Ansicht wird auch durch die in der Einleitung erwähnte Abhandlung von Laux, der zwar am Unterschiede zwischen konzentrischen und kollateralen Bündeln festhält, gestützt. Aus derselben<sup>1)</sup> geht nämlich hervor, dass auf einem und demselben Querschnitt sich oft die mannigfachsten Uebergangsformen vom kollateralen zum perixylematischen Typus finden, ferner das eine Umwandlung eines und desselben Leitbündels aus dem kollateralen in den konzentrischen Typus und wieder in den kollateralen statthaben kann, und endlich, dass sich die beiden Bündelformen nicht durch die Qualität ihrer Elementarorgane, sondern nur durch die Anordnung ihrer Hauptteile, die aber sehr verschiebbar sind, unterscheiden.

Ich bin nun keineswegs in der Lage, für jeden der oben aufgestellten Typen den Zusammenhang zwischen anatomischem Bau und physiologischer Leistung aufzuzeigen, glaube aber doch einiges dazu beitragen zu können. Dass ich nichts Abgeschlossenes zu bieten vermag, liegt in der Natur der Sache, da einmal die physikalischen Grundlagen hier nicht in gleicher Weise sichergestellt sind, wie etwa bei der mechanischen Inanspruchnahme, sodann auch unsere Kenntnisse, abgesehen von andern, z. B. über die Leitungsvorgänge und deren Zusammenhang noch zu lückenhaft sind, um an eine solche Arbeit zu gehen.

Für den Typus eines Gefässbündels, vor allem für die Art und Weise einer Anordnung der einzelnen Elemente in demselben, dürften einmal ernährungsphysiologische Gesichtspunkte von Bedeutung sein. Für die Wasserbewegung z. B. besitzen solche Bedeutung die Beziehungen zwischen Gefässen und angrenzendem Parenchym, welches letzteres ja höchstwahrscheinlich die lebendige Kraft für die Wasserbewegung liefert. Oder man denke an den Transport von Eiweissstoffen durch Elemente des Leptoms, bei welchem, wie man anzunehmen geneigt ist, die festen Elemente des Bündels vielleicht als Widerlager dienen, während wieder turgeszente Zellen für die erforderliche Druckkraft sorgen. Nicht weniger einschneidende Bedeutung kommt wohl mechanischen Gesichtspunkten zu. Einige Bündelformen, wie jene des 1. Typus, ferner der *Gramineen*, und *Asparageen*-Typus legen die Vermutung nahe, dass das Hadrom gegenüber dem Leptom eine schützende Funktion übernommen hat. Oefters treten die Gefässbündel offenkundig in den Dienst des mechanischen Prinzips, zur Herstellung der erforderlichen Festigkeit gegen äussere Einflüsse, z. B. im Knoten einiger *Juncaceen*, wo nach Laux<sup>1)</sup> perixylematische Bündel auftreten, um dem Knoten eine erhöhte Festigkeit zu verleihen; ferner in Wurzeln oder auch in oberirdischen kurzlebigen Pflanzenteilen, besonders wenn letztere eigentlicher mechanischer Gewebe entbehren. Sodann treten Gefässbündel öfters in Kombination mit mechanischen Elementen und helfen mit zur Bildung von Trägern.

Neben ernährungsphysiologischen und mechanischen Gesichtspunkten dürfte ferner auch dem zeitlichen Beginne der Vegetationsperiode und deren Verlauf ein Einfluss auf die Gestaltung der verschiedenen Bündelformen zukommen.

## § 2. Spezielles über die Typen 2, 6, 8 aus der Literatur und nach eigenen Untersuchungen.

Im folgenden möchte ich die Typen 6, 2, 8, betreffend einige spezielle Beobachtungen, anführen. Kny<sup>3)</sup> hat gefunden, dass in den unter Typus 6 erwähnten, von ihm hauptsächlich für Palmen beschriebenen Fällen die Einschiebung von Sklerenchymplatten (Komplexe mechanischer Zellen) zwischen die Elemente des Leptoms vor allem ein Mittel zur Erhöhung der Biegefestigkeit für die betreffenden Organe bildet, gleichzeitig aber auch dem Schutze des meist sehr zartwandigen Leptoms zugute kommt. „Wie eine Vergleichung der Blattstielquerschnitte ergibt“, sagt Kny, „sind die meisten Bündel in ihnen derart orientiert, dass ihre Mediane nahezu mit der Richtung übereinstimmt, in welcher die betreffenden Organe auf Biegefestigkeit vorzugsweise in Anspruch genommen werden. Eine oder mehrere Sklerenchymplatten, welche den Weichbast seiner ganzen Dicke nach in dieser Richtung durchsetzen und eine direkte Verbindung zwischen dem äusseren Teile und dem Xylem herstellen, werden deshalb beim Biegen des Blattstieles eine zu grosse Annäherung beider, den Weichbast einschliessenden Gewebe verhüten und

<sup>1)</sup> Laux, Beitrag zur Kenntnis der Leitbündel im Rhizom pg. 48.

<sup>2)</sup> Laux, ebenda.

<sup>3)</sup> Kny, Abweichungen im Bau des Leitbündels der *Monokotyled.* pg. 105 ss.



deren Druck auf seine Zellen vermindern und werden gleichzeitig den ganzen Blattstiel widerstandsfähiger gegen seitlich wirkende Kräfte machen.“

Kny stellte sodann auch fest, dass die besprochene Teilung des Phloëms nicht in allen Partien derselben Pflanze in gleichem Masse hervortritt. Bei den Blättern von *Chamaerops humilis* und *Rhapis flabelliformis* findet sich dieselbe besonders im untern und mittlern Teile des Stieles, während nach oben hin dem Stiele auch im erwachsenen Zustande ein höherer Grad von Geschmeidigkeit gewahrt bleiben muss, um bei stürmischem Wetter ein Ausweichen der Spreite zu ermöglichen. Was die Spreite selbst betrifft, so nimmt sie von der Basis nach der Spitze zu allmählich an Biegungsfestigkeit ab. Je mehr man deshalb in der Blattspreite von *Chamaerops humilis* nach aufwärts geht, desto mehr nimmt in den grossen Bündeln im allgemeinen die Deutlichkeit der Zweiteilung des Phloëms ab. Der trennende Sklerenchymstreifen ist unterbrochen oder löst sich in einzelne mehr oder weniger unregelmässig verteilte, isolierte oder mannigfach in Verbindung miteinander tretende Gruppen verdickter Zellen auf. An den Spitzen der Fiederchen sind nur noch kleinere und mittlere Bündel mit fast durchweg einfachem Phloëmkörper vorhanden.

Eine oben bereits erwähnte Teilung des Leptoms wurde von mir auch für *Tofieldia calyculata* Wahlbg. beobachtet. Die Bündel im Stamme (Fig. 7) dieser Pflanze liegen entweder dem subepidermalen mechanischen Ringe an, oder sie besitzen einen mechanischen Belag auf der Leptomseite. In beiden Fällen wird das Phloëm durch eine vorspringende Platte mechanischen Gewebes, das öfters aus typischen mechanischen Zellen besteht, entweder in zwei Teile entzwei geschnitten, wenn die Platte das Hadrom des Bündels erreicht, oder, wenn dies nicht der Fall ist, nur eingebuchtet. Offenbar handelt es sich auch hier um eine Schutzfunktion gegenüber dem Leptom. Wie dieselbe im besondern aufzufassen ist, als Schutz gegen mechanische Einwirkungen oder gegen Kollabieren bei zu starker Transpiration, kann ich nicht entscheiden, doch glaube ich, dass letzteres wahrscheinlicher ist. Vielleicht gehört die beschriebene Erscheinung auch zu jenen Steppenzeichen, welche einzelne Gräser und Scheingräser unserer Flora aufweisen, die nebst den aussergewöhnlichen Verdickungen der Schutzscheide nach der Ansicht Schwendeners<sup>1)</sup> offenbar nicht an den heutigen Standorten Mitteleuropas, sondern in der durch grössere klimatische Extreme ausgezeichneten nordasiatischen Urheimat entstanden sind.

Eine andere Erscheinung, welche ebenfalls zeigen dürfte, wie die Form der Gefässbündel durch mechanische Anforderungen, welche an eine Pflanze herantreten, beeinflusst wird, beobachtete ich bei *Narcissus poeticus* L. Im Blütenschaft dieser Pflanze finden sich eine Strecke unterhalb des häutigen Hochblattes grössere Gefässbündel in einem Kreise angeordnet. Dieselben (Fig. 12) gehören dem Typus 2 an, mit geradliniger Begrenzungsfläche zwischen Hadrom und Leptom. Auf der Aussenseite, das Leptom bogenförmig umfassend, findet sich ein Belag mechanischer Zellen. Schnitte kurz unterhalb des häutigen Hochblattes zeigen, dass hier der Belag mechanischer Zellen nahezu vollständig verschwunden ist. Dagegen weist der Hadromteil eine Einbuchtung auf, die bis zu einer eigentlich bifurkaten Gestalt übergeht. In der Region, wo das Hochblatt abgeht, machen sich dann Umlagerungen geltend, und ein Teil der Gefässe tritt in das Hochblatt ein. Der übrige Teil ordnet sich dann in diesem obersten Teile des Blütenschaftes zu grössern und kleinern Gefässbündeln, von welchen erstere eine mehr oder weniger konkave bis bifurkate Anordnung der hadromalen Elemente zeigen (Fig. 13).

Es liegt nahe, hier die Veränderung in der Form der Gefässbündel mit dem Verschwinden des mechanischen Belages in Beziehung zu bringen, indem nun der Gefässteil einerseits eine erhöhte Schutzfunktion für das Leptom, anderseits im Vereine mit dem häutigen Hochblatt die Sicherung der Biegungsfestigkeit des obersten Teiles des Blütenschaftes übernimmt. Beides wird durch eine mehr oder weniger bifurkate Anordnung seiner Elemente sehr zweckmässig erreicht.

Ähnliche Verhältnisse beobachtete ich auch bei *Narcissus pseudonarcissus* L., doch ist dort der mechanische Belag des Leptoms bedeutend schwächer.

Die Art und Weise der Anordnung von Hadrom und Phloëm, welche den 8. Typus charakterisiert, findet sich am ausgesprochensten bei einigen *Amaryllideen* und *Liliaceen*, so in Blatt und Stamm von *Galanthus nivalis* L., *Leucojum vernum* L., *Scilla bifolia* L.,

<sup>1)</sup> Schwendener, Gesammelte bot. Mitteilungen Bd. I. pg. 84.



*Hyacinthus orientalis* L., in den Blättern von *Muscari comosum* Mill. und *Gagea arvensis* R. et Sch. Der Unterschied der linearen Ausdehnung der Gefässbündel in radialer und tangentialer Richtung ist ein so auffallender, dass er beim ersten Anblicke eines entsprechenden Querschnittes in die Augen springt. Der Kürze halber werde ich die Ausdehnung in radialer Richtung als Länge, jene in tangentialer als Breite bezeichnen. Die Gefässe sind in der Längsrichtung meistens eines an das an andere gereiht, von ziemlicher Weite und öfters radial etwas abgeplattet, Eigentümlichkeiten, auf die ich noch (unter § 3) zurückkommen werde. An den Hadromteil schliesst sich der ebenfalls radial gestreckte Siebteil an.

Eine solche Ausbildung der Gefässbündel findet sich bei einzelnen Pflanzen sowohl in Blatt als Stamm, wie die Skizze eines Querschnittes durch Stamm und Blätter von *Scilla bifolia* (Fig. 8) zeigt. Bei andern hierher gehörigen Pflanzen findet sich dieselbe nur im Blatte. Die folgende Tabelle enthält eine Zusammenstellung von Messungen an Querschnitten einiger von mir untersuchter Pflanzen, welche die geschilderten Verhältnisse aufweisen. Die Zahl der Pflanzen, denen solche radial gestreckte Bündel in Stamm oder Blatt zukommen, lässt sich mit Wahrscheinlichkeit noch vermehren.

Spezies.		Radiale Länge der Gefässbündel.	Breite der Gefässbündel.
<i>Scilla bifolia</i>	Stamm	210 "	42 "
	Blatt	360 "	60—78 "
<i>Leucojum vernum</i>	Stamm	300 "	48—78 "
	Blatt	246 "	60 "
<i>Galanthus nivalis</i>	Stamm	252 "	30 "
	Blatt	250 "	48 "
<i>Hyacinthus orientalis</i>	Stamm	342 "	108 "
	Blatt	270 "	55 "
<i>Gagea arvensis</i>	Blatt	312 "	48 "

Aus diesen Angaben ersieht man, dass die Längenausdehnung in einzelnen Fällen das fünf- und mehrfache der Breite beträgt. Unter welchem Gesichtspunkte wird nun eine derartige Anordnung der Elemente des Gefässbündels verständlich?

Sämtliche Pflanzen, an welchen ich die beschriebene Bündelform beobachtet habe, besitzen eine nur kurze Vegetationsperiode und zeigen ausser einer mehr oder minder verdickten Epidermis, weder im Stamm noch in den Blättern spezifisch mechanische Elemente. Da sie aber doch auf einen gewissen Grad von Biegefestigkeit in Anspruch genommen werden (man denke nur an die Stürme, welche im Vorfrühling, zur Blütezeit dieser Pflanzen, das Gelände durchfegen), und die Turgeszenz allein wohl nicht ausreichen dürfte, so ist man versucht anzunehmen, dass hier diese Bündelform wesentlich im Dienste des mechanischen Prinzipes stehe.

Im Gegensatz zu den Elementen des Grundgewebes besitzen die Gefässbündel doch einen grössern Zusammenhalt und eine gewisse Festigkeit, natürlich im Hadromteile, welcher sehr wohl geeignet ist, bei entsprechender Anordnung mechanischen Anforderungen zu genügen, wenn dieselben ein gewisses Mass nicht übersteigen. Im Stamme z. B. von *Scilla bifolia*, besitzen die Bündel, wie aus der Abbildung (Fig. 8) ersichtlich ist, eine fächerförmige Anordnung, indem sie vom Mittelpunkte nach allen Richtungen gleichmässig gegen die etwas verdickte Epidermis ausstrahlen. Sie bilden also einen der Peripherie genäherten Kreis von Trägern, bekanntlich eine mechanisch günstige Konstruktion für Organe, die auf Biegefestigkeit in Anspruch genommen werden. In den Blättern ist die Anordnung der Bündel eine solche, dass die Längenausdehnung derselben im Blattquerschnitt senkrecht auf dessen grösserm Durchmesser steht, also wiederum eine vorzügliche Einrichtung, um das Einknicken der Blattspreiten zu verhüten.

Interessant sind in dieser Beziehung die Blätter von *Narcissus poeticus* L. Während bei *Scilla bifolia* und *Leucojum vernum* die Blätter in ihrer ganzen Längenausdehnung eine ähnliche bandförmige Anordnung der hadromalen Elemente zeigen, findet sich eine solche in den Blättern von *Narcissus poeticus* nur im untern Teile des Blattes. Hier (Fig. 9) sind in den grossen Gefässbündeln die Gefässe radial aneinander gereiht und bilden teilweise mit der Epidermis anliegenden kleinen Bündeln kombinierte Träger. Schon



in der Mitte (Fig. 10) des Blattes ist jedoch diese Anordnung fast aufgegeben, und gegen die Spitze zu ist die tangentielle Ausdehnung eher grösser als die radiale (Fig. 11).

Die beschriebenen Verhältnisse hängen wohl mit der mechanischen Inanspruchnahme zusammen. Dieselbe ist bekanntlich an der Basis des Blattes am grössten, am kleinsten an der Spitze.

Vergleichsweise sei hier auch noch das Verhalten erwähnt, welches *Scilla autumnalis* L. zeigt, eine Pflanze, die im Herbst zur Blüte kommt. Im Stamme derselben findet sich unter der Epidermis ein fester mechanischer Ring. Hier besitzen die Gefässbündel nicht mehr Bandform, sondern es gabelt sich das Hadrom, indem es das Leptom grösstenteils umfasst und einen Anschluss an den mechanischen Ring zu gewinnen sucht.

Weil sämtliche in Betracht kommenden Pflanzen verhältnismässig voluminöse Organe, dicke Blätter und Stengel besitzen, wäre es möglich, dass die gedachten Bündelformen eine ernährungsphysiologische Bedeutung hätten. Da aber andere Pflanzen von ähnlichem Habitus, aber mit anderweitigen mechanischen Ausrüstungen, wie manche *Allium*-Arten (Fig. 17), diese Bündelformen nicht zeigen, glaube ich, dass es wohl in erster Linie mechanische Zwecke sind, welchen diese handförmig gestalteten Gefässbündel dienstbar sind.

### § 3. Durchmesserverhältnisse der Gefässe als biologisches Gruppenmerkmal.

Ich habe oben auch jenen Teil der Lebensbedingungen, der im zeitlichen Beginn und Verlauf der Vegetationsperiode besteht, als einen Faktor erwähnt, der für die Gestaltung der Leitbündel in Betracht kommen dürfte. Unter diesen Gesichtspunkt fallen die folgenden Ausführungen, welche sich mit dem Zusammenhange zwischen Grösse und Entwicklungsfolge der Gefässe einiger Pflanzen, insoweit also auch mit ihrer Bündelform beschäftigen.

Sämtliche beim *Scilla*-Typus (8) oben aufgezählten Pflanzen sowie einige andere mit Bündeln, die der Hauptsache nach dem 2. Typus angehören, zeigen einige bemerkenswerte Eigentümlichkeiten inbezug auf Weite und Aufeinanderfolge der Gefässe. Jedenfalls kann die Behauptung<sup>1)</sup>, dass im Stengel die Vasalteile ihre engsten Gefässe nach innen, die weitesten nach aussen kehren, in dieser Allgemeinheit nicht zu Recht bestehen. Bereits de Bary<sup>2)</sup> macht einige gegenteilige Angaben. „In den seitlich abgeplatteten Monokotylenbündeln liegen die Tracheen in einer ununterbrochenen einfachen oder streckenweise mehrfachen, von innen nach aussen gehenden Reihe. In dieser pflegt auf einen oder wenige enge Erstlinge nach aussen eine einzelne oder wenige Tracheen von beträchtlicher Weite zu folgen, z. B. eine sehr grosse Spiraltracheide im Blattstiel von *Musa*, *Canna*, weiter nach aussen keine Tracheen mehr oder einige relativ sehr enge, z. B. bei *Musa*, *Canna*, *Heliconia* und andern mehr. Auch die breiten, nicht seitlich abgeplatteten Bündel im Stamme mancher Palmen zeigen das gleiche Verhalten.“ Zwei Tatsachen sind es, die in dieser Stelle angetönt werden, einmal, dass auf eines oder wenige enge Erstlingsgefässe sofort ein einzelnes oder mehrere Gefässe von beträchtlicher Weite folgen können, ferner, dass der Abschluss des Hadromteils gegen die Rinde hin durch relativ sehr enge Elemente geschehen kann.

Diese beiden Erscheinungen finden sich nun auch, teilweise in typischer Ausbildung, bei den hier in Rede stehenden Pflanzen. Es gehören nach meinen Beobachtungen hierher:

- Galanthus nivalis* L.
- Leucojum vernum* L.
- Scilla bifolia* L.
- Hyacinthus orientalis* L.
- Muscari racemosum* D. C.
- Muscari comosum* Mill.
- Narcissus poeticus* L.
- Narcissus pseudonarcissus* L.
- Arum maculatum* L.
- Fritillaria tenella* M. B.
- Gagea arvensis* R. et Sch.
- Allium sphaerocephalum* L.
- Gladiolus* sp.
- Tulipa Gesneriana* L.

<sup>1)</sup> Strasburger, Lehrbuch pag. 51.

<sup>2)</sup> De Bary, Anatomie. 335. 336.



Am ausgeprägtesten zeigen die sechs zuerst aufgeführten Pflanzen die erwähnten Eigentümlichkeiten. Jedoch sind dieselben auch bei den meisten der übrigen, wenigstens in ihren Blättern, immerhin noch sehr in die Augen fallend.

Ich lasse hier einige Messungen folgen, welche ich an Querschnitten durch solche Pflanzen ausgeführt habe. So wurden bei *Scilla bifolia* in Stamm und Blatt für je ein Bündel die Durchmesser sämtlicher Gefässe ermittelt. Ob die als die ersten aufgeführten Gefässe auch immer wirklich die ältesten sind, oder ob ein Teil der Erstlinge schon zerstört war, liess sich nicht immer genau feststellen.

<i>Scilla bifolia</i> Blatt	I. Gefäss	20	$\mu$
	II. „	38	„
	III. „	44	„
	IV. „	28	„
	V. „	25	„
	VI. „	17	„

Im Stamm beginnt das Bündel mit zwei kleinen Gefässen von 7 und 10  $\mu$ , dann folgen

	III. Gefäss	18	$\mu$
	IV. „	29	„
	V. „	23	„
	VI. „	24,5	„
	VII. „	13	„
	VIII. „	10	„

Für ein Bündel im Stamme von *Leucojum vernum* fand ich: I. Gefäss 11  $\mu$ , II. Gefäss 34  $\mu$ , III. Gefäss 31  $\mu$ , IV. Gefäss 16  $\mu$ . Es folgen dann nicht mehr hintereinander sondern in einer Doppelreihe nebeneinander sechs Gefässe, wovon das grösste 10  $\mu$ , das kleinste 4,5  $\mu$  misst. Für das Blattbündel von *Leucojum* ergaben die Messungen: I. Gefäss 28  $\mu$ , II. Gefäss 17  $\mu$ , III. Gefäss 20  $\mu$ . Daran anschliessend folgen 5 Gefässe mit 8,5—4  $\mu$  Durchmesser. Bei *Hyacinthus orientalis* fand ich für das Stammbündel folgende Werte: I. Gefäss 21  $\mu$ , II. Gefäss 24  $\mu$ , III. Gefäss 28  $\mu$ , IV. Gefäss 27  $\mu$ ; dann folgen zwei Gefässe mit 25 und 21  $\mu$  nebeneinander; daran lehnen sich weitere sieben Gefässe mit 14—6  $\mu$  Durchmesser an. In einem Blattbündel von *Hyacinthus* erscheinen zu innerst Ueberreste zerquetschter Primanen, dann folgen: I. Gefäss 11  $\mu$ , II. Gefäss 20  $\mu$ , III. Gefäss 11  $\mu$ , IV. Gefäss 11  $\mu$ . Um dieses letztere bogenförmig gelagert, finden sich weitere zwölf Gefässe von fast gleicher Grösse mit ungefähr 5  $\mu$  Durchmesser.

Im Stamm von *Muscari racemosum*, wo die Gefässe nicht mehr bandförmig angeordnet sind, beginnt das Bündel mit einigen halbzerdrückten Primanen, dann folgt ein Gefäss mit 11  $\mu$ , dann 3 weitere von 24—29  $\mu$  Durchmesser; sodann nimmt die Weite wieder ab, und die letzten Gefässe zeigen nur mehr 6—9  $\mu$  Durchmesser. Ebenso bei *Fritillaria tenella*, wo zuerst drei Gefässe sich finden von 7—12  $\mu$ . Darauf folgen solche von 30—40  $\mu$  Durchmesser; dann wird derselbe wieder kleiner, und die letzten Gefässe zeigen nur mehr 7—5  $\mu$ .

Aus diesen Messungen und den beigelegten Zeichnungen geht deutlich hervor, dass in den Gefässbündeln des Stammes und der Blätter der aufgeführten Pflanzen auf ein oder wenige enge Erstlingsgefässe öfters sofort weitleumige Gefässe folgen, und zwar zeigen nicht selten die unmittelbar folgenden das grösste Lumen, ferner, dass die letzten Gefässe gegen die Rinde hin, nicht das weiteste Lumen besitzen, sondern sich vielmehr ein in den Einzelfällen mehr oder minder plötzliches Sinken der Durchmessergrösse zeigt.

Bei einigen hierher gehörigen Pflanzen finden sich aber zwischen oder neben den grossen Gefässbündeln auch noch kleine, welche sich dadurch auszeichnen, dass sie in der Mehrzahl der Fälle innen sogleich mit den weitleumigsten Gefässen beginnen und nach dem Leptom zu immer kleinere Gefässe bilden, also gewissermassen einen Gefässteil zeigen, der wie die Hadromplatte einer Wurzel aussieht. Das ist sonach genau das umgekehrte Verhalten gegenüber der bekannten Regel. (Figur 4—6.)

Welches ist nun der kausalfinale Grund für die ganze eben geschilderte, doch etwas auffallende Erscheinung?

De Bary gibt für die von ihm beschriebenen ähnlichen und oben angeführten Vorkommnisse keine Erklärung. Ich lasse mich auf eine Deutung der bezeichneten Erscheinungen für die speziell von ihm aufgeführten Pflanzen ebenfalls nicht ein, da ich die Lebensweise sowohl als auch die anatomische Beschaffenheit derselben nicht genau genug kenne. Für die von mir aber namhaft gemachten Pflanzen, die sich überdies als eine biologische



Gruppe darstellen, möchte ich eine, wie ich glaube, nicht ganz unbefriedigende Erklärung zu geben versuchen.

Fassen wir einmal die Lebensverhältnisse dieser Pflanzen etwas näher ins Auge.

Sämtliche Pflanzen besitzen Zwiebeln oder Knollen und sind ohne Ausnahme Kinder des Frühlings oder sogar des Vorfrühlings. So blüht *Galanthus nivalis* schon im Februar, *Scilla bifolia* und *Leucojum vernalis* im März und April, *Muscari racemosum* im April, *Muscari comosum* im Mai. Durch die in der Zwiebel oder im Knollen aufgehäuften Reservestoffe sind diese Pflanzen imstande, sobald nach dem Schmelzen des Schnees günstige Temperaturverhältnisse und entsprechende Vegetationsbedingungen eingetreten sind, sich mit einemmale, sozusagen über Nacht zu entwickeln. Auffallender als bei uns ist diese Erscheinung in andern Vegetationsgebieten z. B. etwa den ungarischen Puszten, die nur im Frühling einen üppigen, farbenreichen Blumenflor aufweisen, sobald aber die wärmere Jahreszeit eintritt, infolge der Hitze und mangelnden Feuchtigkeit das Bild einer öden Steppe bieten. Hier sind es die gleichen Zwiebelgewächse oder stellvertretende Arten, die in üppigster Fülle, wie mit einem Schlage die weiten Ebenen bedecken, um nach kurzer Dauer ebenso schnell, wie sie emporgeblüht, auch wieder zu verschwinden. Ein ähnliches Bild bietet nach Rikli<sup>1)</sup> auch die Niederungsflora der Insel Korsika, mit ihren zahlreichen Arten der Gattungen *Narcissus*, *Gladiolus*, *Hyacinthus*, *Romulea*, *Muscari*, *Ornithogalum*, *Leucojum*, *Allium*.

Nicht unterlassen möchte ich es, hier kurz noch einige Worte Grisebachs<sup>2)</sup> zu zitieren. Nach ihm ist die Entwicklung der Tulpenzwiebel gleichsam ein Symbol für intensive Benutzung der Zeit, für die Sicherung des Fortbestandes und der periodischen Wiederbelebung organischer Naturkräfte im Kampfe mit dem Klima. „Solange die Blätter sich mit Wasser versorgen können, arbeiten sie an der Ausstattung der Zwiebel mit Nährstoffen; in demselben Masse, als die Ablagerungen des vorhergehenden Jahres zur Entfaltung der Blüten, zur Reife des Samens und zur Ausbildung neuer Blätter verwendet werden, wobei von den alten Organen nur die häutigen Aussenschalen übrig bleiben, hat im Innern derselben wieder eine verjüngte Masse von Nahrungsspeichern für das kommende Frühjahr den Raum der verbrauchten Stoffe eingenommen und kann nun den langen Sommer und Winter hindurch in Ruhe ausharren, bis die Lebensreize den Bildungstrieb aufs neue in Bewegung setzen. So bietet die Zwiebel der Tulpe zu jeder Zeit denselben Umfang, dieselbe äussere Erscheinung, aber nur scheinbar denselben Bau, ein Bild unveränderlicher Fortdauer, und doch während des Frühlings in steten Wandlungen begriffen, wie alles Leben mit einem stillen Strome vergleichbar, dessen Gewässer zu ruhen scheinen, während sie stetig, unaufhaltsam an uns vorübergleiten. Einige *Liliaceen* und die meisten *Iris*-Arten unterscheiden sich dadurch, dass sie ihre Nährstoffe in einem Wurzelstocke niederlegen, sind aber doch in ihrer jährlichen Erscheinungsweise den Zwiebelgewächsen sehr ähnlich, da die unterirdischen Organe, so sehr sie in ihrer Form abweichen, in ihrem Verhältnis zum Leben der Pflanze wesentlich übereinstimmen. Für alle diese Gewächse erscheint selbst die kurze Dauer des Steppenfrühlings noch wie ein Uebermass, von dem sie nur eine Zeitspanne von wenig Tagen zum längst vorbereiteten Wachstum jener durch Farbenschmuck und Grösse auffallendsten Gebilde, von denen die Befruchtung abhängt, in Anspruch nehmen.“ Auch bei uns verschwinden diese Pflanzen des Frühlings schneller oder langsamer, und alle oben aufgezählten Arten besitzen eine oft lange Periode der Ruhe, eine sogenannte Sommerruhe, wo ihre Zwiebeln oder Knollen blatt- und stengellos in der Erde ruhen, ausgenommen *Gladiolus* und *Allium*. Einige der andern gehen sogar der Wurzeln verlustig. Es ist übrigens eine bekannte Erscheinung, dass man *Hyacinthen*-Knollen, die abgeblüht sind, im weitem Verlaufe der Vegetationsperiode nicht zum Austreiben bringen kann, sondern erst im folgenden Winter.

Die Entwicklung dieser Zwiebel- und Knollengewächse des ersten Frühlings ist also, wie aus den obigen Darlegungen hervorgeht, eine sehr schnelle, ja oft eine beinahe plötzliche. Die Lebensdauer der oberirdischen Organe ist eine relativ kurze; von der Entwicklung der Blüte bis zur Fruchtreife vergehen in unserer Gegend 1–2 Monate, kaum mehr, während an andern Orten die Dauer des Kreislaufes eine noch kürzere sein wird. Diese Gesichtspunkte erklären den eigentümlichen Bau der Gefässbündel, die auffallende Gefässfolge. Die starke, fast plötzlich auftretende Inanspruchnahme des Leitungssystems fordert genügend grosse Bahnen für das Transpirationswasser; das ist eine unabweisbare

<sup>1)</sup> Rikli, Bot. Reisestudien, pg. 26.

<sup>2)</sup> Grisebach, Die Vegetation der Erde, Bd. I, pag. 451.



Forderung, und wir sehen dieselbe darin verwirklicht, dass auf einmal, ohne einen vermittelnden Uebergang, auf wenige englumige Erstlingselemente folgend, Gefässe entstehen, die durch Weite des Lumens hervorragten. Hat die Pflanze den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht, so sinkt die Gefässgrösse wieder, in einigen Fällen äusserst rasch, fast unvermittelt auf ungewohnt kleine Durchmesser, in andern Fällen in mehr abgestufter Reihenfolge. Es gibt einzelne Fälle, wo die plötzliche starke Inanspruchnahme des Leitungssystems und die nachherige verminderte derart zum Ausdruck kommen, dass die auf die Erstlingsgefässe unmittelbar folgenden weitleumigen Gefässe die grössten des ganzen Gefässbündels sind.

Es dürfte auch noch erwähnenswert sein, dass die meisten der in Frage kommenden Pflanzen in den Gefässbündeln ihrer Stengel und Blätter auf eine Bildung sekundärer Gefässe ganz oder beinahe ganz zu verzichten scheinen. Wenigstens fand ich bei *Scilla bifolia*, *Galanthus nivalis*, *Muscari racemosum* nur Ring- und Spiralgefässe, und höchstens die allerletzten konnten vielleicht netzförmig verdickt sein, was wegen des kleinen Lumens dieser Gefässe nicht deutlich zu sehen war. Bei *Gladiolus spec.* dagegen, einer Pflanze, welche die ganze Erscheinung nicht mehr so typisch zeigt, fand ich auch getüpfelte Gefässe. Das spärliche Auftreten sekundärer Gefässe ist leicht verständlich. Diese Pflanzen entstehen schnell und vergehen wieder ebenso schnell. Während des Emporschiessens brauchen sie streckungsfähige Gefässe, und sind sie ausgewachsen, so ist auch schon ihr Ende da. Pflanzenteile aber, welche sekundäre Elemente in grösserer Anzahl anlegen, insbesondere leiterförmig und porös verdickte Formen, lassen auf eine längere Lebensdauer im ausgewachsenen Zustande schliessen.

In den Blättern der besprochenen Pflanzen kommt die rasche Grössenzu- und -abnahme der Gefässe gewöhnlich noch ausgesprochener zur Erscheinung als im Stamm. Besonders ist das der Fall bei einigen Pflanzen mit relativ langer Lebensdauer der oberirdischen Teile, wie z. B. *Gladiolus*. Hier zeigt ein Querschnitt durch den Stengel nicht gerade viel von einer raschen Grössenzunahme der Elemente (Fig. 19), und auch von einer Abnahme des Lumens derselben gegen das Leptom zu ist meist ebenfalls wenig zu bemerken, ja öfters finden sich die grössten Gefässe gerade an der Grenze des Leptoms. Ein Blattquerschnitt dagegen bietet ein typisches Bild (Fig. 20). Hier finden sich an erster Stelle 2—3 enge Gefässe, dann macht sich ein plötzliches Steigen des Durchmessers bemerkbar bis zu einem Maximum und dann ein noch rascheres Sinken bis auf ein Minimum des Lumendurchmessers, welcher oft bedeutend unter jenem der ersten Elemente steht.

Das verschiedene Verhalten von Stamm und Blatt ist hier höchst wahrscheinlich eine Folge der verschiedenen Transpirationsgrösse beider, denn es ist klar, dass die im Verhältnis zum Stamm viel mächtiger entwickelten Blätter auch eine grössere Transpiration, deshalb auch ein stärkeres Bedürfnis nach rascher Vergrösserung der Leitungsbahnen besitzen.

Wir können zum Vergleiche mit den festgestellten Tatsachen eine bekannte Erscheinung heranziehen. Die Abgrenzung der Jahresringe, welche sich mehr oder weniger deutlich auf Stammquerschnitten durch unsere Laub- und Nadelhölzer zeigt, beruht bekanntermassen auf dem ungleichen Baue des Frühlings- und Herbstholzes. Die Verschiedenheit wird bewirkt teils durch eine ungleiche Verteilung der Elemente im Jahresringe, teils durch eine abweichende Ausbildung der nämlichen Elemente im Frühlings- und Herbstholz. Meist sind im Frühlingsholz zahlreichere Tracheiden und Gefässe vorhanden als im Herbstholz, und was besonders auffällt, die genannten Elemente des Frühlingsholzes zeigen eine um vieles grössere Lumenweite. Dazu kommt noch, dass die Elemente, welche das Frühlingsholz zusammensetzen, meist zartwandiger sind als jene des Herbstholzes. Ueberdies sind im Herbstholz die Elemente radial meist bedeutend verkürzt, so dass sie eine tangentielle Abplattung zeigen.

„Vom Nützlichkeitsstandpunkte aus“, bemerkt Haberlandt<sup>1)</sup>, „lässt sich diese Erscheinung wohl folgendermassen erklären. In jedem Jahre vergrössert sich die transpirierende Laubkrone des Baumes. Als nächstes Bedürfnis nach dem Wiedererwachen der Vegetation im Frühjahr stellt sich demnach eine Vermehrung der Wasserleitungsbahnen heraus. Diesem Bedürfnisse wird im Frühjahr und Frühsommer durch die Bildung des gefässreichen Frühlingsholzes entsprochen. Wenn dann in den heissesten Sommermonaten, Juli und August, die Transpiration der Laubkrone ihr Maximum erreicht, dann ist die Vermehrung der Leitungsbahnen des Wassers bereits erfolgt, die

<sup>1)</sup> Haberlandt, Physiolog. Pflanzen-Anatomie, pg. 517.



neuen Gefässe sind schon funktionstüchtig geworden. Nunmehr kann die Pflanze auf die Erhöhung der Festigkeit ihres Stammes bedacht sein. Libriformstränge werden gebildet, und im Herbstholz wird durch die tangential Abplattung seiner Elemente, und durch die Verdickungen der Wandungen der mechanisch wirksame Teil des Jahresringquerschnitts möglichst vergrössert.“

Es ist nicht zu leugnen, dass zwischen den beiden besprochenen Erscheinungen eine Analogie herrscht. Hier wie dort zeigt sich im Frühlänge mit dem Beginne der Vegetationsperiode das Bedürfnis nach grossen, wasserleitenden Elementen, und wird demselben auf ähnliche Weise Rechnung getragen. Hier wie dort werden, nachdem das Bedürfnis nach reichlichen Wasserbahnen befriedigt und, so zu sagen, auch der Höhepunkt der Tätigkeit erreicht ist, englumigere Elemente angelegt, wobei in einem Falle die Pflanze noch speziellen (mechanischen) Bedürfnissen Rechnung trägt. Wir haben es eben auf der einen Seite mit ausdauernden Gebilden, auf der andern mit rasch dahinschwindenden Organen solcher Pflanzen zu tun, welche eine Sommerruhe halten.

Auch eine radiale Abplattung der Gefässe findet sich bei den besprochenen Frühlingspflanzen in zahlreichen Fällen; doch ist dies eine Erscheinung für sich und hat mit der am Herbstholze der Bäume auftretenden wohl nichts zu tun. Der Unterschied der Gefässdurchmesser in radialer und tangentialer Richtung ist übrigens oft ein recht bedeutender. Einige Messungen werden dies bestätigen.

			Radiale Richtung.	Tangen- tiale Richtung.
<i>Scilla bifolia</i> :	Stamm:	III. Gefäss	18 $\mu$	31 $\mu$
		IV. "	29 "	37 "
		V. "	23 "	34 "
<i>Leucojum vernum</i> :	Stamm:	II. "	34 "	42 "
		III. "	31 "	37 "
		IV. "	16 "	23 "
	Blatt:	I. "	28 "	37 "
<i>Hyacinthus orientalis</i> :	Stamm:	II. "	17 "	42 "
		I. "	11 "	21 "
		II. "	20 "	24 "
		III. "	11 "	15 "

Wie die Beispiele zeigen, findet sich diese Abplattung der Gefässe in radialer Richtung bei Pflanzen, welche früher als dem 8. bandförmigen Typus zugehörig beschrieben wurden, und für deren Bündel auch eine mechanische Funktion (sub § 2) wahrscheinlich gemacht wurde. Auch diese Erscheinung dürfte wohl auf jene zurückzuführen sein und, wie schon bemerkt, nicht mit der Abplattung der Gefässe in dikotylen Bäumen in Parallele zu bringen sein, da die letztere beim Herbstholz auftritt, unsere Erscheinung aber auch alle grossen Gefässe betrifft und in stärkehaltiger Masse nur bei Pflanzen mit bandförmigen Bündeln vorkommt. Wahrscheinlich wird damit eine Vergrösserung der Kontaktfläche der einzelnen Gefässe und ein sich daraus ergebender festerer Zusammenhang des Gefässbündels bezweckt, um desto besser den herantretenden mechanischen Ansprüchen genügen zu können.

Dass den Lebensbedingungen, welchen diese Pflanzen unterworfen sind, in der Tat ein Einfluss zukommt, möchte auch aus der Vergleichung mit zwei systematisch nahestehenden Pflanzen hervorgehen, die aber einen teilweise andern Kreislauf der Vegetation haben.

Von *Scilla autumnalis* L. wurde bereits erwähnt, dass sie im Herbst zur Entwicklung kommt. Die untersuchten Exemplare stammen aus Valsugana in Südtirol und wurden am 14. November gesammelt. Die Pflanze findet sich auf trockenen Standorten, und der ganze Bau lässt auf eine Anpassung an solche schliessen, so schon die rinnenförmige Gestalt der Blätter, ferner die etwas eingesenkten Spaltöffnungen mit den stark vorspringenden Hörnchen der Schliesszellen. Hier findet sich nun keineswegs der schnelle fast unvermittelte Uebergang zu grossen Gefässen, sondern ein allmähliches Ansteigen und dann ein allmähliches Sinken.

Der andere Fall betrifft *Colchicum autumnale* L. Diese Pflanze treibt im Spätsommer oder Herbst zahlreiche Wurzeln und schickt gleichzeitig die Blüten über die



Erde empor. Blütezeit August bis September. Die Assimilationszeit der Blätter dauert von April bis Juni. In den Juli fällt die Fruchtreife und das Absterben der alten Knolle. Auf Querschnitten durch den die Fruchtkapseln tragenden Stamm findet man, dass der Gefässteil vom Zentrum aus mit kleinumigen Elementen beginnt, dass in der Folge die Lumenweite sich steigert und der Hadromteil gegen den Leptomteil mit den grössten oder doch sehr grossen Gefässen endigt. (Fig. 14). Das Blatt dagegen bietet so ziemlich ein umgekehrtes Bild. Auf Querschnitten zeigt sich, dass die Gefässe ziemlich rasch an Lumen zunehmen, ein Maximum erreichen, um gegen das Leptom zu ebenso rasch wieder an Lumengrösse zu verlieren (Fig. 15).

Der Grund dieses Verhaltens liegt wohl darin, dass die Blätter schon anfangs April über der Erde erscheinen, rasch emporwachsen, eine stattliche Grösse erreichen und gewiss auch eine starke Transpiration besitzen, während der Fruchtstand erst gegen Ende Mai sich aus der Erde emporhebt und überhaupt eine langsame Entwicklung zeigt.

Die Zusammenfassung der Resultate dieses I. Teils findet sich am Schlusse der ganzen Arbeit.

## II.

### Ueber Gefässe, insbesondere primordiale.

#### § 4. Orientierendes.

Was versteht man unter Primordialgefässen? Unter Primordialgefässen versteht man die Erstlinge des Gefässtails, welche auch Vasalprimanen oder Protoxylem genannt werden. Es sind jene Elemente, die in den Prokambiumsträngen besonders früh aus dem meristematischen Zustande heraustreten. Solche Primordialgefässe kommen offenbar sowohl fortwachsenden Sprossachsen als auch Wurzeln zu.

Mit dem Ausdruck „primordiales Gefäss“ ist aber wohl in unser aller Denken eine andere Vorstellung untrennbar verbunden. Wir denken dabei an Elemente, die auf Streckung eingerichtet sind, an ring- und schraubenförmig verdickte Tracheen oder Tracheiden. Denn wenn z. B. in der Markzone eines Stammes primordiale Gefässe besprochen werden, so verbinden wir damit strengstens die Vorstellung, dass es sich regelmässig um Ring- und Spiralgefässe handle, und stillschweigend überträgt man diese Meinung auch auf die Wurzeln. So steht es in den Lehrbüchern, und so haben es die meisten von uns schildern gehört. Inwiefern nun diese Schulmeinung einer Korrektur bedarf, dieser Frage gilt der Hauptteil der nachfolgenden Zeilen.

In seinen Untersuchungen über das Wachstum hat Sachs<sup>1)</sup> gezeigt, welch grosser Unterschied makroskopisch zwischen dem Wachstum von Wurzeln und Sprossachsen besteht. Aus den bekannten Versuchen geht ziffernmässig hervor, dass bei Sprossachsen die wachsende Region meistens viel länger ist als bei Wurzeln. Bei erstern ist sie gewöhnlich einige cm lang, oft aber auch bedeutend länger. So z. B. gibt Sachs dieselbe für *Cephalaria procera* auf 35 cm an, wobei sie sich über drei Internodien erstreckt. Für *Allium atropurpureum* gar auf 50 cm innerhalb eines Internodiums. In einer sich verlängernden Wurzel dagegen ist meistens nur eine kleine Strecke im Wachsen begriffen. So erstreckt sich bei den Wurzeln unserer Landpflanzen die wachsende Region nur über etwa 1 cm von der Spitze ab. Nach Sachs erlischt bei der Keimwurzel von *Vicia Faba* das Wachstum schon in einer Entfernung von 10–11 mm vom Vegetationspunkt. Es kann aber die im Wachstum begriffene Strecke auch bloss 2–4 mm lang sein oder noch kürzer, während in den ganzen rückwärts liegenden Teilen die Zellen bereits ihre endgültige Grösse erreicht haben.

Es ist klar, dass Sprosssteile mit so grossen Wachstumszonen, wie sie eben aufgeführt wurden, auch Gefässe besitzen werden. Welche Beschaffenheit werden wir nun zum voraus von Gefässen, die in einer Zone so ausgedehnter Streckung auftreten, verlangen? Jedenfalls müssen es Gefässe sein, die, sollen sie ihre leitende Funktion erfüllen können, mit der Streckung des Gesamtorgans Schritt zu halten befähigt sind. Es müssen also Ring- oder Spiralgefässe sein. Die Spiralfasern, welche die alten Anatomen schon als ein so auffallendes aber unverstandenes Organ beschrieben, und von welchen noch

<sup>1)</sup> Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, pag. 556.



Russow<sup>1)</sup> glaubte, dass man dieselben deshalb in rasch wachsenden, sich beträchtlich streckenden Teilen der Pflanze finde, weil in solchen von allen Gefässarten die genannten sich am raschesten, mit dem geringsten Aufwand von Material, Kraft und Zeit bilden könnten, finden in diesem Umstande die einfachste Erklärung.

Die Forderung, dass, wenn in einer Zone bedeutender Streckung Gefässe vorhanden sind, diese einem Längenwachstum der umgebenden Gewebe angepasst sein müssen, also ringförmige oder spiralförmige Verdickung besitzen müssen, gilt jedoch nicht nur für Sprossachsen, sondern für jeden in Streckung befindlichen Teil einer Pflanze, also auch für wachsende Rhizome und Wurzeln. Die Länge der im Wachstum befindlichen Strecke wird sich in der Streckung ihrer Erstlingsgefässe bemerkbar machen, wenn in dieser Zone überhaupt gefässartige Elemente vorhanden sind. Ich habe oben betont, dass eine Sprossachse mit einer Streckungszone von 50 cm wohl nicht der Gefässe in dieser Zone entbehren kann. Recht gut ist es aber denkbar, dass in einem Pflanzenteile mit einer geringen Streckungszone, die vielleicht nur 1 oder 2 mm oder noch weniger ausmacht, auf die Bildung von Gefässen innerhalb dieser Zone verzichtet werden kann. Es genügt der Pflanze in solchen Fällen, erst hinter dem in Streckung begriffenen Teile des wachsenden Organs, in einer Region, wo sämtliche Zellen bereits ihre endgültige Grösse erreicht haben, Gefässe zu bilden. In solchen Organen werden sich alsdann auch keine gestreckten Gefässe finden, ja es brauchen überhaupt keine streckbaren Gefässe angelegt zu werden, da sie hier keinen Zweck zu erfüllen haben. Das alles geht theoretisch aus den oben angetönten Ueberlegungen hervor.

#### § 5. Aeusserungen älterer und neuerer Autoren.

Im Gegensatz zu der eben ausgesprochenen Anschauung sind jedoch die Autoren der neueren Lehrbücher der Botanik ziemlich allgemein geneigt, nicht nur den Stammorganen auf Streckung eingerichtete, aus Ring- und Spiral-Tracheen oder Tracheiden bestehende und auch Streckung zeigende primordiale Elemente zuzuschreiben, sondern auch den Wurzeln. So Pax<sup>2)</sup> in Prantls Lehrbuch der Botanik, wenn er sich folgendermassen über das Xylem in radialen Strängen ausdrückt: „Die Ausbildung des Stranggewebes geht im Prokambiumstrang von den peripherischen Enden jener Xylembündel aus, wo sich wie auch sonst Ring- und Spiraltracheen befinden.“ Ferner Strasburger<sup>3)</sup> folgendermassen: „Entsprechend ihrer umgekehrten Orientierung innerhalb der Wurzeln weisen die Vasalteile dort nicht an ihrem Innenrande, vielmehr an ihrem Aussenrande Vasalprimanen auf“. Vasalprimanen aber sind nach der Definition Strasburgers<sup>4)</sup> „enge ring- und schraubenförmig verdickte Gefässtracheiden, die auf Streckung eingerichtet sind“. Ferner Frank<sup>5)</sup>, wenn er sagt: „Ueberall sind die Ring- und Spiralgefässe die ersten Tracheen, welche im jungen Gefässbündel entstehen“, und Zimmermann<sup>6)</sup> gibt ganz allgemein an, dass die zuerst gebildeten Tracheiden meist ringförmige, die sodann entstehenden spiralförmige Verdickungen besitzen; erst nach Vollendung des Längenwachstums des betreffenden Organs stellten sich auch netzförmige oder leistenförmige Verdickungen ein.

Dagegen findet sich bei älteren Autoren, wenigstens andeutungsweise, eine wesentlich andere Auffassung vertreten. Nägeli<sup>7)</sup> unterscheidet zuerst sich entwickelnde Gefässe (abrollbare) mit Spiral- oder Ringfasern und spätere (nicht abrollbare), mit Netzfasern oder Poren und fährt dann fort: „Mit Rücksicht auf diese Verschiedenheit der Gefässe ist namentlich hervorzuheben, dass in der Regel ein Organ, so lange es in die Länge wächst, nur abrollbare Gefässe bildet; daher unterirdische Teile, die sich wenig verlängern, zuweilen beinahe oder gar keine der ersteren enthalten.“ Nägeli spricht also hier den Gedanken aus, dass unterirdische Teile von Pflanzen bei geringem Längenwachstum auf die Bildung streckungsfähiger Elemente verzichten.

Russow<sup>8)</sup>, ganz allgemein von den Gefässkryptogamen sprechend, ohne dabei auf

<sup>1)</sup> Russow, Betrachtungen, pag. 21.

<sup>2)</sup> Pax, Prantls Lehrbuch der Botanik, pag. 98.

<sup>3)</sup> Strasburger, Lehrbuch, pag. 89.

<sup>4)</sup> Ebenda.

<sup>5)</sup> Frank, Lehrbuch der Botanik. Bd. I. pag. 179.

<sup>6)</sup> Zimmermann, Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, pag. 137.

<sup>7)</sup> Nägeli, Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. Heft I. pag. 6, 7.

<sup>8)</sup> Russow, Vergleichende Untersuchungen, pag. 163.



Stamm, Blatt oder Wurzel Bezug zu nehmen, drückt sich also aus: „Die Protoxylemzellen sind entweder ring- schrauben- oder leiterförmig verdickt.“ Nach ihm gibt es also auch Erstlingselemente, welche keine Ring- oder Spiralgefässe sind. De Bary<sup>1)</sup> endlich gibt folgende Darstellung für die Verhältnisse bei den Wurzeln. „Die erst gebildeten Gefässe, respektive Tracheiden, welche die Kanten einnehmen, sind immer eng. Die später, in zentripetaler Richtung folgenden werden plötzlich oder sukzessive weiter. Letztere sind immer Tüpfel- oder Netzgefässe (resp. Tracheiden); die engen peripherischen in der Regel auch Netz- oder Ringgefässe mit dicht und vorwiegend quergestellten Verdickungsfasern. Auf kurze Strecken hat übrigens auch in diesen nicht selten die Faser einfach spiraligen Verlauf. Weithin ablösbare, enggewundene Spiralfasern kommen selten vor z. B. in den Wurzeln von *Tornelia fragrans*, *Cucurbitaceen*, *Anthriscus cerefolium*, *Phaseolus*, *Cycadeen*, *Coniferen*.“

Diese Aeusserungen älterer Autoren haben in den neuern Lehrbüchern beinahe keine Berücksichtigung gefunden. Dass aber insbesondere Nägelis Erkenntnis eine richtige war, und dass die Grösse der Streckungszone und der Bau der Gefässe sich in der Tat bedingen, wird aus den folgenden Ausführungen hervorgehen.

## § 6. Vorläufiger Vergleich zwischen oberirdischen Sprossen, Rhizomen und Wurzeln.

Längsschnitte durch Sprosse bieten das uns allen wohlbekannte Bild, welches sich in jedem Lehrbuche findet. Das Gefässbündel beginnt innen mit Ring- oder Spiralgefässen, dann folgen netz- oder leiterartig und porös verdickte Gefässformen. Die grösste Streckung zeigen die dem Zentrum zunächst liegenden Gefässe. Hier sind die Ringe am weitesten auseinandergerückt, die Spiralen am steilsten geworden. So können Ringe einen Abstand bis zu 80  $\mu$  zeigen und die Spiralen können von der Gefässwand losgelöst und zu einer beinahe geraden Linie ausgezogen sein, oder man findet dieselben sogar zerrissen. Verfolgen wir ein Ring- oder Spiralgefäss gegen den Vegetationspunkt hin, so finden wir, dass die Ringe immer näher zusammenrücken, dass die Spiralen immer flacher werden. Ganz vorn ist der Abstand der Ringe und Spiralen sehr gering, so dass die Ringe und Spiralen buchstäblich aneinander liegen. In jeder Zone, die rückwärts liegt, hatten die Gefässe einst dieselbe Beschaffenheit, welche alsdann durch die nachfolgende Streckung sämtlicher Elemente in das uns bereits bekannte Bild überging. Entsprechend der Ausdehnung des Längenwachstums über eine grosse Strecke erleiden hier die Erstlingsgefässe eine grosse Streckung, welche für Ringgefässe z. B. mehr als den 50fachen Betrag des ursprünglichen Abstandes zweier Ringe erreichen kann.

Anders sind die Verhältnisse in den Wurzeln unserer Landpflanzen. Sogleich fällt uns der Unterschied ins Auge, welchen ein Längsschnitt durch eine Wurzel im Vergleiche mit demjenigen durch einen Spross darbietet. Auf ersterem sehen wir in den meisten Fällen nichts, was wir den gestreckten Ring- und Spiralgefässen des letzteren an die Seite stellen könnten. Ich habe eine ziemlich grosse Anzahl von Wurzeln untersucht, aber nirgends an Gefässen eine Streckung beobachtet, die jener in Sprossachsen sehr gewöhnlichen gleich käme. Bedeutend gestreckte Gefässe habe ich nur zweimal gefunden, nämlich in einer Wurzel von *Fumaria officinalis* und in einer solchen von *Iris spec.* Was an Längsschnitten durch Wurzeln besonders auffällt, sind einmal die fast ausschliesslich sekundären Gefässformen, welche ein solcher zeigt. Wo sich echte Ring- und Spiralgefässe finden, besitzen die Ringe meistens einen so geringen Abstand, die Spiralen einen so flachen Umgang, dass von einer Streckung kaum die Rede sein kann. Ja, wenn wir ein solches Gefäss bis in seinen jüngsten Teil verfolgen, finden wir zumeist, dass wohl gar keine Streckung stattgefunden hat, indem die Ringe und Spiralen schon ursprünglich in einem kleinen Abstände angelegt wurden. Letzteren Umstand erwähnt bereits Hugo v. Mohl<sup>2)</sup> für die Gefässe der Wurzeln von *Commelina tuberosa*.

Das eben geschilderte, ziemlich allgemein gleiche Verhalten der Erdwurzeln kann uns eigentlich nicht befremdlich vorkommen, da wir ja bereits wissen, wie gering die Streckungszone der Wurzeln ist. Sie beginnen mit der Gefässbildung in einer Zone, wo das Längenwachstum bereits aufgehört hat oder bereits so gering ist, dass es auf die in Bildung befindlichen Gefässe keinen grossen Einfluss mehr ausübt.

<sup>1)</sup> de Bary, Anatomie. pag. 366.

<sup>2)</sup> v. Mohl, Vermischte Schriften bot. Inhaltes. pag. 292.



In den Wurzeln einer Anzahl von Pflanzen habe ich jedoch gar keine Ring- und Spiralgefässe finden können, trotz einer sehr sorgfältigen Präparation, so dass es scheint, es verzichten diese Wurzeln überhaupt auf die Bildung streckbarer Gefässe. Es ist das auch nicht besonders auffallend, da es sich dabei durchwegs um Wurzeln mit einer sehr geringen Streckungszone handelt. Denn wenn, wie oben gezeigt wurde, eine bedeutende Streckung meist überhaupt nicht stattfindet und in vielen Fällen, wo noch streckbare Gefässe vorhanden sind, diese unverlängert bleiben, weil die Zuwachszone vor ihnen liegt, so ist kein weiter Schritt mehr bis zur vollständigen Unterdrückung von Gefässformen, die hier durch keine physiologische Rücksicht mehr gefordert werden.

Wie werden sich nun die Rhizome in dieser Beziehung verhalten? Die Rhizome nehmen in ihrer Erscheinung eine Mittelstufe zwischen Stamm und Wurzeln ein. An erstern erinnert z. B. die zentrifugale Gefässfolge, an letztere die Neigung zu zentraler Lagerung der leitenden Elemente, das Auftreten einer Schutzscheide. Im ganzen aber stehen sie dem Stamme näher. Ich habe nun durch die Rhizome von *Majanthemum bifolium* Desf., *Convallaria majalis* L., *Polygonatum multiflorum* All., *Paris quadrifolia* L. und *Mercurialis perennis* L. Längsschnitte angefertigt und bei sämtlichen gestreckte Ring- und Spiralgefässe gefunden. In der folgenden Tabelle finden sich die diesbezüglichen Messungen zusammengestellt. Zum Vergleiche wurden die Messungen für die gestreckten Gefässe des Stengels daneben gesetzt. Bei Ringgefässen wurden die Abstände zweier Ringe gemessen, bei Spiralgefässen die Abstände zweier senkrecht übereinander liegender Punkte eines Schraubenganges.

Spezies	Rhizom.	Oberirdischer Stengel.
<i>Convallaria majalis</i>	bis 23 $\mu$	20—28 $\mu$
<i>Polygonatum multiflorum</i>	bis 19 "	27 "
<i>Majanthemum bifolium</i>	11 "	21 "
<i>Paris quadrifolia</i>	bis 21 "	20—28 "
<i>Mercurialis perennis</i>	bis 20 "	bis 28 "

Ueber die Grösse der Streckungszone bei Rhizomen habe ich keine Angaben gefunden. Aus der Grösse der Streckung jedoch, welche die Gefässe derselben zeigen, lässt sich der Schluss ziehen, dass diese Zone sich für Rhizome doch ganz anders verhält als für Wurzeln. Vor allem scheint mir darauf Gewicht gelegt werden zu müssen, dass die Streckungszone bei den Wurzeln mehr apikal gelagert ist, während bei Sprossen und besonders bei Rhizomen eine Streckung auch noch durch interkalares Wachstum möglich und sicher häufig ist. Aus obiger Zusammenstellung ergibt sich, dass in den darauf untersuchten Spezies die Streckung der Gefässe im Rhizome in keinem Falle einen gleich grossen Betrag wie in den oberirdischen Sprossachsen der gleichnamigen Pflanzen erreicht. Dennoch ist es sehr wohl denkbar, dass gelegentlich die Gefässe eines Rhizoms eine grössere Streckung aufweisen können als Gefässe des zugehörigen Stammes.

#### § 7. Struktur der ersten trachealen Elemente und Länge der gefässlosen Zone bei Wurzeln verschiedener Pflanzengruppen.

Ich habe oben bereits erwähnt, dass ich bei meinen Untersuchungen auf Pflanzen gestossen bin, deren Wurzeln auf die Bildung streckungsfähiger Gefässe Verzicht zu leisten scheinen. Hier nun möchte ich mich mit einigen dieser Vorkommnisse etwas näher beschäftigen. Die Wurzeln dieser Pflanzen, sowie alle übrigen hier zur Untersuchung benutzten, stammen, wo dies nicht ausdrücklich anders angegeben ist, von ihren natürlichen Standorten, und zwar wurden dieselben, mit Ausnahme der Wurzeln von *Neottia* und *Anagallis*, die im Mai ausgehoben wurden, im September und Oktober gesammelt. Zum vorneherein muss ich auf die Schwierigkeiten aufmerksam machen, mit welchen die Beobachtung in den meisten Fällen verbunden ist. Einmal ist es schon nicht leicht, immer genügend Material von Wurzelspitzen sich zu verschaffen. Eine zweite Schwierigkeit bietet oft die Herstellung eines brauchbaren Präparates, von dem man wirklich sagen kann, dass alles, was zum Gefässstrang gehört, da ist und nichts durch das Präparieren verloren ging. Die grösste Schwierigkeit liegt aber darin, die wirkliche Struktur der jüngsten Teile



eines Gefässes, die meistens erst in einem Bildungszustande sich befinden, genau zu erkennen. Dieses ist bei der öfters nur andeutungsweise hervortretenden Skulptur der Verdickungen und den nichts weniger als günstigen Lichtbrechungsverhältnissen, auch mit Zuhülfenahme stärkerer Vergrösserungen oftmals geradezu unmöglich. So ist es in manchen Fällen nicht leicht, zu entscheiden, ob ein Gefäss zart netzförmig verdickt ist, oder ob zwei Spiralen, die sich kreuzen, vorhanden sind. All das möchte ich zur Orientierung hier anführen; ich beobachtete mit grösster Sorgfalt und Gewissenhaftigkeit, aber die Schwierigkeit des Gegenstandes lässt dennoch in einigen Fällen die Ergebnisse etwas unsicher erscheinen. In vielen, ja den meisten Fällen glaube ich jedoch für die Sicherheit des Tatbestandes eintreten zu können. Ich lasse nun die anatomische Schilderung der Verhältnisse, welche einige solcher Wurzeln zeigen, folgen.

*Majanthemum bifolium* Desf. Die Strecke von der Vegetationsspitze der Wurzel bis zum Auftreten der ersten Gefässe beträgt 0,42 mm. Sämtliche zu vorderst gegen die Spitze auftretenden, also jüngsten Elemente, zeigen eine netzförmig-poröse Struktur (Fig. 27) und besitzen die Gestalt kurzer Tracheiden.

*Polygonatum verticillatum* All. Die Länge der Strecke zwischen Vegetationsscheitel und ersten Gefässen schwankt zwischen 0,27 und 1,1 mm. Auch variieren die einzelnen Wurzeln etwas bezüglich der Struktur der Gefässe. In zwei Wurzeln fand ich nur Gefässe von porös-netzförmiger Struktur, wie sie in der Zeichnung (Fig. 40) dargestellt ist. In andern Wurzeln fand ich ähnliche Elemente von weniger porös-netzartigem Charakter, sondern mit Verdickungen, die eher einem engen Spiralgefässe mit zahlreichen Anastomosen gleich sehen. Im allgemeinen ist noch zu bemerken, dass, je kleiner der Betrag der gefässlosen Zone ist, desto typischere netzförmig-poröse Verdickungen in den ersten Gefässen sich einstellen.

*Convallaria majalis* L. Die Länge der gefässlosen Zone beträgt 0,3 mm. Die Verdickungen in den zuerst unterscheidbaren Elementen sind ausgeprägt netzig-poröser Natur.

*Epipactis latifolia* All. Die Wurzeln dieser Art sind tiefgründig 30—50 cm. lang. Die ersten bemerkbaren Elemente sind Tracheiden in gehäufte Anordnung, von ziemlicher Lumenweite, mit grossen porösen Stellen (Fig. 23). Solche Poren treten öfters hart nebeneinander auf und rufen alsdann das Bild einer netzförmigen Verdickung hervor. Diese und ähnliche Verdickungen beweisen, dass ein solches Gefäss resp. Tracheide zu keiner Zeit streckungsfähig war.

*Neottia nidus aris* Rich. Die kurzen gedrunghenen Wurzeln besitzen eine relativ grosse gefässfreie Zone. Dieselbe beträgt etwa 1,8 mm. Als jüngste Elemente erscheinen zahlreiche Tracheiden, von denen ein Teil porös, ein anderer, wie die Zeichnung zeigt (Fig. 22), mehr leiterförmig verdickt ist. Oefters finden sich auch einige Queranastomosen, aber jedenfalls macht die Verdickungsweise immer den Eindruck, dass eine Streckung ausgeschlossen ist.

*Viburnum lantana* L. Die Länge der gefässlosen Zone beträgt 0,35 mm. Die letzten Endigungen der tracheidenartigen Elemente (Fig. 30) sind teils porös-netzförmig, teils ganz zart netzförmig verdickt.

*Ligustrum vulgare* L. Die beigegegebene Zeichnung (Fig. 39) zeigt zwei Gefässe aus einer Wurzelspitze. Die gefässlose Zone misst 0,4 mm. Bei dem einen der Gefässe ist die Verdickung ausgeprägt porös (39 b). Das andere zeigt nur stellenweise eine deutlich hervortretende, ganz zarte, wie hingehaucht erscheinende netzförmige Skulptur, die in der Zeichnung (Fig. 39 a) möglichst genau wiederzugeben versucht wurde.

*Vinca minor* L. Länge der gefässlosen Zone 0,19 mm. Die jüngsten tracheidenartigen Elemente (Figur 25, 26) in den Spitzen der Wurzeln zeigen ausgeprägt porös-netzförmige Verdickungen. Die Skulptur ist bald etwas gröber, bald etwas zarter.

*Anagallis arvensis* L. In einer Wurzelspitze dieser Pflanze habe ich eigentümliche Verhältnisse gefunden. Leider hatte ich zur Zeit, wo ich diese Untersuchungen anstellte, nur mehr eine einzige Wurzelspitze zu meiner Verfügung, so dass ich nicht sagen kann, ob die beobachteten Tatsachen wirklich das gewöhnliche Verhalten kennzeichnen.

Die Länge der gefässlosen Zone beträgt 0,39 mm. Es sind dann zwei Elemente (Fig. 28, 29) in fast gleicher Entfernung von der Spitze sichtbar, welche mässig dicke Wände besitzen, eine ziemliche Längenausdehnung aufweisen und unregelmässig mit rundlichen Poren versehen sind. Besonders fällt auf, dass einzelne Strecken des einen Elementes fast gar keine Poren zeigen, andere wieder sehr zahlreiche. Diesen beiden Elementen schliessen sich noch zwei weitere an, und diese vier durchziehen das Wurzelstück, dessen Länge 6,5 mm beträgt seiner ganzen Ausdehnung nach. Die Struktur macht stellenweise



einen etwas veränderten Eindruck, indem durch reichlicheres Auftreten poröser Stellen das Bild einer netzförmigen Verdickung hervorgerufen wird. Dann folgen wieder Stellen mit spärlicher verteilten Poren. Oefters sind schiefliegende Endigungen der sich aneinander legenden Elemente zu beobachten. Ab und zu schliesst sich dem Strange ein weiteres Element von ähnlicher oder etwas mehr netzförmiger Struktur an, das eine zeitlang mitläuft und dann wieder endigt.

*Vicia sepium* L. Die Wurzeln besitzen in ihrer Spitze netzförmig verdickte Gefässe (Fig. 41). Daneben finden sich etwas weiltumigere mit poröser Verdickung.

*Fraxinus excelsior* L. Die Länge der gefässlosen Zone beträgt nur 0,18 mm. Die Struktur der Gefässe ist durchgehends porös-netzförmig.

*Lysimachia nemorum* L. Gefässlose Zone 0,2—0,3 mm. Die Gefässe sind sehr englumig. Die Struktur ist netzförmig, bald sehr zart, bald wieder etwas deutlicher hervortretend.

*Abies excelsa* D. C. Hier begegnen uns zweierlei Wurzeln, kurze, dünne (Fig. 36, 42), und längere, viel dickere (Fig. 35). Die erstern zeigen im Mittel eine gefässlose Zone von 0,7 bis 1 mm Länge und besitzen einen Strang von Elementen im Zentrum, die mit deutlichen Hoftüpfeln versehen sind (Fig. 42). Dieselben sind öfters so dicht angeordnet, dass beim Beobachter das Bild einer netzförmigen Struktur hervorgerufen wird. Die grössern Wurzeln besitzen eine längere gefässlose Zone, die bis 2,8 mm betragen kann. Die Struktur der in denselben zuerst unterscheidbaren Elemente ist unregelmässig. Es finden sich Partien, die einem verzerrten Spiralbunde gleichen, dann wieder verbogene Ringe mit Anastomosen. Bei einer mittleren Einstellung glaubt man eine netzförmige Struktur zu sehen. Eine Streckung ist aber auch bei diesen Elementen weiter rückwärts nicht zu erkennen.

*Aspidium filix mas* Sw. Hier fanden sich ebenfalls zweierlei Wurzeln an einem und demselben Exemplar. Die einen derselben mit einer gefässlosen Zone von 0,4 mm, zeigen als jüngste Elemente kurze dicke Tracheiden mit porösen Stellen. Die andern längern Wurzeln, welche die ersten Gefässe erst 1,1 mm hinter dem Vegetationspunkte aufweisen, zeigen viel längere und weniger grosslumige Tracheiden, welche, soweit es mir zu erkennen möglich war, eine zart netzförmige Verdickung besitzen. (Fig. 43, 44).

*Equisetum spec.* Die gefässlose Zone beträgt 0,2 mm. In einer Wurzel wurden als äusserste Endigungen eines Tracheidenstranges zwei porös verdickte Tracheiden aufs deutlichste beobachtet (Fig. 21). Russow<sup>1)</sup> gibt für die Wurzeln der *Equiseten* Spiralgefässe an, und in einem andern Falle glaube ich auch so etwas bemerkt zu haben.

Unter den aufgezählten Pflanzen finden sich Vertreter der sämtlichen grossen Abteilungen der Gefässpflanzen. Die Erscheinung, dass es Wurzeln gibt, welche auf die Bildung streckungsfähiger Gefässe Verzicht leisten, ist demnach nicht bloss auf gewisse engere Kreise beschränkt, sondern allgemeinerer Natur. Auffallend ist besonders die geringe Grösse der Streckungszone bei allen diesen Wurzeln. Ich habe dieselbe zwar nirgends direkt festgestellt, allein sie dürfte so ziemlich mit der gefässlosen Zone zusammenfallen, oder wenigstens den Betrag der letztern nicht übersteigen, da in einer Region, wo Gefässe auftreten, die nicht streckungsfähig sind, unter gewöhnlichen Umständen keine Streckung mehr stattfindet.

Die geringe Ausdehnung der in Streckung begriffenen Zone bei Wurzeln und das Fehlen in Streckung eintretender Gefässe kann noch zu andern ungewohnten Erscheinungen führen. So fand ich in Wurzelspitzen von *Ligustrum vulgare* vereintläufig mit den Erstlingsgefässen und dieselben bis beinahe zu ihrer letzten Endigung begleitend, behöftporige Elemente mit runden Höfen und schiefgestellten Spalten (Fig. 32). Im Querschnitt treten dieselben nach Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure deutlich hervor und zeichnen sich vor den Gefässen durch Dickwandigkeit und kleines Lumen aus. Ähnliche Elemente wurden unter denselben Verhältnissen auch bei *Viburnum Lantana* beobachtet. Doch waren hier die Tüpfel unbehöft. So können also da, wo keine Streckung von Gefässen vorkommt, zugleich mit den Erstlingen des Hadroms Elemente auftreten, die sonst erst weiter rückwärts sich finden.

## § 8. Anatomisch-physiologisches über die Erdwurzeln.

Nachdem wir festgestellt haben, dass die Wurzeln unserer Landpflanzen in ihren Gefässen meistens keine Streckungen von Bedeutung zeigen, ja auf die Anlage streck-

<sup>1)</sup> Russow, Vergleichende Untersuchungen, pag. 147.



barer Gefässe ganz verzichten können, drängen sich von selbst zwei Fragen auf. Mit welchen Verhältnissen hängt es 1. zusammen, dass die Wurzel eine so kurze Streckungszone besitzt, infolgedessen sie keine stark gestreckten Gefässe aufweist, ja oft nicht einmal streckungsfähige Gefässe anlegt, und ist es 2. für die Wurzel vielleicht von physiologischer Bedeutung, möglichst dicht hinter ihrer Wachstumszone bereits Gefässe mit sogenannten sekundären Verdickungsformen zu besitzen? Machen wir uns einmal die Bedingungen klar, unter welchen die Wurzeln unserer Landpflanzen wachsen. Es ist klar, dass diese ganz andere sind als für Sprossachsen. Zuerst ist zu betonen, dass, worauf Sachs in zwar etwas zu schroffer Weise aufmerksam gemacht hat, der Ausdruck Spitzenwachstum nicht allzu buchstäblich aufzufassen ist, denn nicht die äusserste Spitze der Wurzel wächst, sondern die hinter ihr liegende Zone. Die Spitze der Wurzel verhält sich passiv und wird von der rückwärts liegenden Querzone vorwärts geschoben. Bei Sprossstelen, die im Längenwachstum begriffen sind, ist es ähnlich. Hier wird nun die Verschiebung der Knospe durch eine rückwärts liegende Querzone ohne Schwierigkeit vor sich gehen können, weil keine Art von Widerstand dabei zu überwinden ist. Anders aber liegen die Verhältnisse bei Wurzeln, die in festes Erdreich eindringen müssen. Hier ist, wie Sachs<sup>1)</sup> ausführt, die Länge des wachsenden Stückes auffallend kurz, 2—10 mm lang, was aber durchaus zweckmässig erscheint, wenn es sich darum handelt, die Wurzelspitze im festen Erdreich vorwärts zu stossen. „Die Wurzel verhält sich in dieser Beziehung wie ein Nagel, der durch Hammerschläge in festes Holz eingetrieben wird.“ Weil also die Wachstumszone von so geringer Ausdehnung ist, erstreckt sich dieselbe meist nicht mehr über jene Zone rückwärts von ihr, wo Gefässe gebildet werden. Letztere stehen alsdann nicht mehr unter dem Einflusse der wachsenden Zone, und es erleiden etwa andere streckbare Gefässe keine oder nur eine unbedeutende Streckung. Damit hängt es auch zusammen, dass Ring- und Spiralgefässe ganz fehlen können, denn wenn keine Streckung vor sich geht, ist es von diesem Gesichtspunkte aus gleichgültig, ob Elemente vorhanden sind die einer eventuellen Streckung fähig sind, oder ob sie durch solche ersetzt sind, welche keine Streckung zulassen. Die letztern Elemente können jedoch der Wurzel vielleicht in anderer Beziehung nützlicher sein als die erstern.

Es ist also Tatsache, dass im festen Erdreich wachsende Wurzeln auf Widerstand stossen. Eine Beseitigung des mechanischen Widerstandes ist aber erst möglich, wenn die Wurzelennergie dem von aussen entgegenstehenden Drucke nicht nur gleich kommt, sondern grösser geworden ist. So lange dies nicht der Fall ist, müssen Wurzelspitze und Wachstumszone durch den Rückstoss, welchen sie infolge des Widerstandes der festen Erdteile erleiden, auf jene Teile, welche weiter rückwärts liegen, und zum Teil schon durch Wurzelhaare verankert sind, einen Druck ausüben. Es kann das gar nicht anders sein, so dass also auf ältere Teile ein longitudinaler Druck ausgeübt wird.

Nun finden sich als Erstlingselemente fast niemals bedeutend gestreckte Ring- und Spiralgefässe, sondern Elemente, entweder mit flachen zuweilen anastomosierenden Spiralen und genäherten Ringen oder solche mit netzartigen und porösen Verdickungen. Das dürfte vielleicht so zu deuten sein, dass Gefässe von der letzterwähnten Beschaffenheit einem longitudinalen Drucke einen grössern Widerstand entgegenzusetzen vermögen, als Ring- und Spiralgefässe, zumal wenn dieselben etwa noch eine grössere Streckung zeigen würden. Dazu kommt noch folgendes. Die Ueberwindung der Widerstände, auf welche die Wurzelspitze stösst, macht oft einen relativ grossen Kraftaufwand notwendig, welchem eine entsprechend bedeutende Arbeitsleistung entspricht. So ist die Querschnittsfläche der Wurzel von *Faba* nach Pfeffer<sup>2)</sup> imstande, noch einen Widerstand von 250 g zu bewältigen. Der Widerstand nun, auf welchen die Wurzel stösst, bewirkt, dass die Verlängerung der Wurzel so lange stille steht, bis dieselbe eine dem Widerstande nicht nur gleiche, sondern noch etwas grössere Energie nach aussen entwickelt hat. Diese Energie ist zum grössten Teil durch den Turgor gegeben, aber eine gewisse Summe lebendiger Kraft dürfte auch in den unter longitudinalem Drucke stehenden Gefässen geboten sein, die vermöge ihrer Elastizität das Bestreben haben, sich wieder auszudehnen. Der longitudinale Druck auf eine bestimmte Stelle hält so lange an, bis durch die positive Kraft des Wachstums, den Turgor und durch die Energie der Gefässe, welche sich wieder auszudehnen streben, der Widerstand, welcher der Wurzelspitze entgegensteht, überwunden

<sup>1)</sup> Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, pag. 558.

<sup>2)</sup> Pfeffer, Druck und Arbeitsleistungen wachsender Pflanzen, pag. 96.



wird. Man kann sich wohl mit Recht sagen, dass ein Gefäss mit netzförmigen Verdickungen oder mit anastomosierenden Spiralen einerseits gegen longitudinalen Druck doch noch etwas nachgiebig sein würde, anderseits mit grösserer Kraft wieder seine frühere Lage einzunehmen bestrebt wäre, als ein Gefäss mit rein spiraligen Verdickungen. Ringgefässe sind wohl am wenigsten geeignet, da sie ausser bei sehr dichter Anordnung der Ringe dem longitudinalen Drucke gar keinen Widerstand leisten würden.

Die eigenartige Beschaffenheit der Erstlingsgefässe in vielen Wurzeln, insbesondere das Auftreten ausgesprochen poröser Formen in manchen derselben, könnte möglicherweise auch die Bedeutung einer Schutzvorrichtung gegenüber dem hydrostatischen Drucke besitzen. Nirgends in der ganzen Pflanze übt das Wasser einen so grossen und beinahe steten Druck aus als gerade in den Wurzelorganen. Wie Pfeffer<sup>1)</sup> gefunden hat, vermögen Wurzeln von *Faba* und *Mays* noch Widerstände von 8–10 Atmosphären durch ihre Druckintensität zu überwinden (Turgor). Dieser Druck muss sich gewiss auch den Leitungsbahnen im Innern gegenüber bemerkbar machen. Deshalb wäre es möglich, dass die gedachten Verdickungsformen als mechanisches Schutzmittel gegen ein radiales Zusammenpressen der Gefässe funktionieren würden.

#### § 9. Die Bezeichnung „primordiales Gefäss“ ist kein anatomischer oder anatomisch-physiologischer, sondern ein rein zeitlicher Begriff.

Wie wir eingangs gehört haben, versteht man unter Primordialgefässen Erstlinge des Hadromteiles, Vasa primaria oder auch Protoxylem genannt, bisher allgemein ring- oder schraubenförmig verdickte Gefässe oder Tracheiden, welche auf Streckung eingerichtet sind. Der Begriff ist uns ein anatomischer geworden, insofern wir uns unter Primordialgefässen ring- und schraubenförmig verdickte Elemente denken; er ist aber auch ein anatomisch-physiologischer geworden, weil jetzt mit dem Ausdrucke Primordialgefäss immer auch die Vorstellung einer Streckungsfähigkeit verbunden wird.

Da aber in den oben erwähnten Wurzeln gewisser Pflanzen die zuerst auftretenden Elemente weder schraubenlinig noch ringförmige Verdickungen zeigen und eine Streckbarkeit derselben ganz und gar ausgeschlossen ist, so kann der Begriff „Primordialgefäss“ in Zukunft weder anatomisch noch anatomisch-physiologisch gefasst werden. Er hat nur mehr eine rein zeitliche oder temporäre Bedeutung; es sind einfach die zuerst auftretenden Gefässe. Entweder muss der Ausdruck „primordiales Gefäss“ im angegebenen Sinne eingeschränkt werden, oder man muss betonen, dass den Wurzeln einer vielleicht erheblichen Anzahl von Pflanzen primordiale Gefässe im frühern Sinne fehlen.

#### § 10. Entwicklungsgeschichtliches.

Bei meinen Untersuchungen über die Beschaffenheit der Erstlingsgefässe in Wurzeln bin ich auf folgende Erscheinung gestossen. Ich fand nämlich, dass in einigen Fällen ein und dasselbe Gefäss in seinem Verlaufe eine verschiedene Struktur zeigt. Ich will die mir bekannt gewordenen Vorkommnisse kurz anführen.

Für die Wurzeln von *Veronica Anagallis* L. wurde folgendes festgestellt. In dem der Vegetationsspitze zunächst liegenden Teile der Gefässe zeigen sich Ring- und Spiralverdickungen. Eine netzförmige Struktur konnte daselbst nicht wahrgenommen werden. Weiter rückwärts zeigten die nämlichen Gefässe ausgeprägt netzförmige Verdickungen (Fig. 33). Ferner sind in gleichen Gefässen die Abstände der einzelnen Ringe beziehungsweise Spiralen vorne grösser als rückwärts, es zeigt sich also gerade das umgekehrte von dem, was man eigentlich erwarten sollte. Letztere Erscheinung beruht wohl darauf, dass nachträglich Verdickungselemente in Gestalt von Ringen und Spiralen angelegt und eingeschaltet werden. Auf einen solchen Vorgang lassen auch die Beobachtungen schliessen. Es wurde nämlich in einem Gefässe vorn eine spiralige Verdickung beobachtet mit relativ steilem Umgang. Etwas weiter rückwärts tritt eine zweite Spirale auf, die mit der ersten parallel läuft, die Mitte haltend zwischen den Fasern der erstern.

Die Wurzeln von *Ranunculus nemorosus* D. C. besitzen eine gefässlose Zone von 0,5 mm. Die Gefässe zeigen in ihrer äussersten Endigung spiralige oder ringförmige Verdickungen mit einzelnen Anastomosen. Schon 0,5 mm weiter rückwärts zeigt dasselbe Gefäss zahlreiche Anastomosen, und zugleich haben die Verdickungen auch eine grössere

<sup>1)</sup> Pfeffer, Druck und Arbeitsleistungen wachsender Pflanzen. pag. 96.



Flächenausdehnung erlangt. 0,8 mm weiter rückwärts ist die Struktur bereits typisch netzförmig-porös geworden (Fig. 34).

Auch in Wurzeln von *Ligustrum vulgare* glaube ich etwas ähnliches beobachtet zu haben, jedoch mit dem Unterschiede, dass die Struktur in dem Teile des Gefässes, welcher der Vegetationsspitze am nächsten liegt, bereits netzförmig erschien, doch nur ganz zart, und dann allmählich nach rückwärts in eine starke netzförmig-poröse Verdickung überging.

Es ist nun sicher, dass im allgemeinen jeder rückwärts liegende Teil eines solchen Gefässes sich auch einmal in jenem Zustande befunden hat, in welchem sein vorderster jüngster Teil sich befindet. Beim Vorrücken der Vegetationsspitze werden die Gefässe dann allmählich in den endgültigen Zustand übergeführt. Wie lässt sich aber dieser Vorgang verstehen, da wir doch gewohnt sind, Gefässe, welchen die Funktion der Wasserleitung obliegt, als tote Elemente zu betrachten? Es ist fürs erste möglich, dass die Gefässe ihren lebendigen Inhalt bis zu ihrer fertigen Ausbildung behalten, da sich dieser unfertige Zustand doch nicht über eine allzugrosse Partie erstrecken würde. Auch Lange<sup>1)</sup> gibt an, dass zwar in den meisten Fällen der lebendige Inhalt aus den Trachealelementen schnell verschwindet, aber doch erst nach Beendigung ihrer Ausbildung. Oder man könnte, wenn man dem lebendigen Inhalte der Gefässe nicht ein so langes Verbleiben zuschreiben will, vielleicht auch daran denken, dass durch eine Substanzeinwanderung aus den umgebenden Zellen des Parenchyms in die Gefässmembran die Struktur der letztern sich verändern könnte. Einen ähnlichen Gedanken hat Nathansohn<sup>2)</sup> ausgesprochen für die Längenzunahme der Membranen in Ring- und Spiralgefässen, die eine Streckung erleiden.

Hugo v. Mohl<sup>3)</sup> sagt in seiner Untersuchung über den Bau der Ringgefässe, dass Ringgefässe, Spiralgefässe und netzförmige Gefässe drei verschiedene, aufs nächste miteinander verwandte und vielfach ineinander übergehende Formen sind, dass sie aber nicht als zeitliche Metamorphosenstufen desselben Gefässschlauches betrachtet werden dürfen. Da die betreffende Arbeit sich vorzugsweise gegen Schleiden richtet, welcher behauptet hatte, dass die Ringgefässe aus Spiralgefässen hervorgehen, indem Teile von Spiralen miteinander verwachsen und dazwischen liegende Stücke resorbiert würden, so hat von Mohl in erster Linie sagen wollen, dass niemals aus Netzgefässen Spiral- oder Ringgefässe und auch niemals aus Spiralgefässen Ringgefässe entstehen. Bei meinen Beobachtungen würde es sich um eine Metamorphose in umgekehrter Reihenfolge handeln, indem aus Spiralgefässen, die stellenweise anastomosieren, allmählich Netzgefässe entstehen. In dieser Hinsicht wäre also auch der Ausspruch v. Mohls einzuschränken.

## § 11. Anatomisch-physiologisches über die Luftwurzeln.

Ich habe oben (§ 6), als von der geringen Streckungsgrösse der Wurzeln die Rede war, ausdrücklich die Erdwurzeln unserer Landpflanzen im Auge gehabt, denn es gibt auch Wurzeln, die eine grössere Streckungszone aufweisen. Es sind das gewisse Luftwurzeln tropischer Gewächse. Schon Sachs<sup>4)</sup> teilt einige Beobachtungen über solche Wurzeln mit, woraus hervorgeht, dass er die Länge der wachsenden Region unerwartet gross fand, selbst mehr als 10 mal so gross als bei Erdwurzeln, so für *Monstera deliciosa* 30—70 mm, für *Philodendron Selloum* etwa 60 mm, für *Vitis velutina* über 100 mm. Den Gesamtzuwachs fand er nicht grösser als bei den Erdwurzeln, was wohl damit zusammenhängt, dass er bei niedrigen Temperaturen arbeitete und die Pflanzen selbst ein kümmerliches Gewächshausleben führten. Letzterer Umstand mag auch die Ursache sein, dass Sachs eine andere Eigentümlichkeit dieser Wurzeln nicht beobachten konnte. Schimper<sup>5)</sup> machte nämlich auf den Unterschied zwischen Haft- und Nährwurzeln aufmerksam und stellte dabei fest, dass im histologischen Bau der Haftwurzeln mechanische Elemente, namentlich zähe Fasern vorherrschen, während die leitenden Elemente sehr zurücktreten. In den Nährwurzeln dagegen sind die leitenden Elemente stark und die mechanischen

<sup>1)</sup> Lange, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der verholzten Gefässe und Tracheiden. (Flora. B. 74. pag. 393).

<sup>2)</sup> Nathansohn, Beiträge zur Kenntnis des Wachst. trachealer Elemente. (Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 32. pag. 671).

<sup>3)</sup> v. Mohl H., Vermischte Schriften. pag. 292.

<sup>4)</sup> Sachs, Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie. pag. 872, 873.

<sup>5)</sup> Schimper, Die epiphytische Vegetation Amerikas.



Elemente schwach entwickelt. Sachs kannte diesen Unterschied noch nicht. Er scheint nach Went in europäischen Gewächshäusern meist nicht sichtbar zu sein, und auch mir gelang es nicht, an Gewächshausexemplaren von *Monstera dilacerata*, mehreren *Anthurium*- und *Syngonium*-Arten, welche in ihrer tropischen Heimat beide Arten von Wurzeln ausbilden, so etwas zu bemerken.

Diese beiden Arten von Wurzeln unterscheiden sich nun ebenfalls ganz auffallend durch die Grösse der Streckungszone. Dieselbe ist gross für Nährwurzeln, gering für Haftwurzeln. Went<sup>1)</sup> hat in Buitenzorg in Ergänzung der oben mitgeteilten Versuche von Sachs diesbezügliche Messungen angestellt. Er fand z. B. bei der Nährwurzel von *Philodendron melanochrysum* für die Streckungszone den Betrag von 40 mm, bei der Haftwurzel der nämlichen Pflanze als Gesamtlänge der wachsenden Zone 11 mm, bei der Haftwurzel von *Philodendron lacerum* eine Streckungszone von 6 mm. Es liess sich zum vornherein denken, dass die verschiedene Grösse der Wachstumszone bei verschiedenen Luftwurzeln auch in der anatomischen Struktur der Gefässe ihren Ausdruck finden würde. Ich habe nun eine Anzahl von Luftwurzeln verschiedener Arten daraufhin untersucht und meine Voraussetzung bestätigt gefunden. Im nachstehenden folgen einige Angaben über die beobachteten Verhältnisse.

Bei *Vanilla planifolia*, einer *Orchidacee* des östlichen Mexiko, entspringt an den Knoten des Stammes je eine Luftwurzel. Längsschnitte durch die Spitze einer solchen zeigen die ersten Gefässe 1,6—1,8 mm hinter dem Vegetationspunkte. Es sind Ring- und Spiralgefässe, die aber hier noch ausserordentlich flache Windungen zeigen, welche einander in ähnlicher Weise nahegerückt sind wie in der Spitze eines Sprosses. Weiter nach rückwärts beginnen die Spiralen allmählich steiler zu werden, die Ringe auseinander zu rücken, doch sind die Abstände der Spiralen oder Ringe sehr unregelmässig. Es betragen dieselben in einer Entfernung von 4 mm vom Vegetationspunkte bis 7  $\mu$ . Weiter rückwärts erscheint auf Längsschnitten ein anatomisches Bild (Fig. 38), welches ganz an ein Sprosstück erinnert, nur dass natürlich die Gefässfolge eine umgekehrte ist. Es finden sich immer mehrere Ring- und Spiralgefässe, von welchen die äussersten eine starke, die folgenden eine nach dem Alter abnehmende Streckung zeigen. Die Abstände zweier Ringe betragen bis 42  $\mu$ .

Von *Monstera dilacerata*, einer *Aracee* des tropischen Amerika, wurden Nährwurzeln untersucht. Der Querschnitt weist durch die grossen und reichlich vorhandenen Gefässe auf die Funktion dieser Wurzeln hin. Auf dem Längsschnitt erscheint wieder ein Bild, welches ganz und gar an irgend ein Stammorgan, das eine Streckung durchgemacht hat, erinnert. Es finden sich in jedem Gefässbündel zwei bis vier Ring- und Spiralgefässe. Schon 8—9 mm hinter dem Vegetationsscheitel beträgt der Abstand zweier Ringe bis 21  $\mu$ . Weiter rückwärts wächst dieser Betrag auf mehr als das Doppelte (Fig. 37).

Stark gestreckte Ring- oder Spiralgefässe fand ich ferner in den Luftwurzeln von *Ficus barbata*, in den Nährwurzeln von *Anthurium angustinum*, *Anthurium undatum* und *Syngonium podophyllum*.

Es wäre nun von Interesse gewesen, auch Haftwurzeln anatomisch auf die Beschaffenheit und das Verhalten ihrer Gefässe zu untersuchen. Leider stand mir aber kein Material zur Verfügung, da, wie bereits bemerkt, der Unterschied zwischen Nähr- und Haftwurzeln in unsern Gewächshäusern nicht oder nicht stark genug hervortritt. Soviel aber lässt sich gleichwohl sagen: Die Haftwurzeln werden in den meisten Fällen zwar Ring- und Spiralgefässe besitzen, es werden dieselben jedoch eine weit geringere Streckung zeigen als die aus Nährwurzeln, entsprechend der kleinern Streckungszone, welche die Haftwurzeln besitzen. Es ist sogar möglich, dass Haftwurzeln in den extremsten Fällen ganz auf die Bildung von streckungsfähigen Gefässen verzichten können, wenn ihre Streckungszone entsprechend kurz ist. Das ist der Fall bei den Haft- oder Kletterwurzeln unseres einheimischen Epheu, von denen im folgenden noch die Rede ist.

Die Haftwurzeln von *Hedera helix* L., welche ich untersuchte, besaßen eine Länge von etwa 6 mm. Der Querschnitt zeigte 5 Gefässstränge und in der Mitte den bekannten Baststrang. Auf Längsschnitten fällt vor allem die ausserordentlich geringe Grösse der gefässlosen Zone ins Auge. Bereits 0,08 mm hinter der Vegetationsspitze treten Gefässe auf, und zwar besitzen sämtliche sekundäre Verdickungsformen, sodass rückwärts von dieser Region eine Streckung nicht mehr stattfinden kann. Der zentrale Strang besteht aus

<sup>1)</sup> Went, Ueber Haft- und Nährwurzeln, pag. 18.



mechanischen Zellen, die mitunter stumpfe Endigungen zeigen. Daran legen sich tracheidenähnliche Elemente mit ziemlich dicken Wänden und bald mehr netzförmigen, bald mehr porösen Verdickungen. Spiral- und Ringgefässe konnte ich keine auffinden.

Fragen wir jetzt nach der Ursache, welche das im Vergleiche zu den Wurzeln unserer Landpflanzen so abweichende Verhalten bestimmter Luftwurzeln bedingt, so ist wohl das Hauptgewicht auf die veränderten Lebensbedingungen zu legen. Wir haben gesehen, wie zweckmässig es für Erdwurzeln ist, nur eine kleine streckungsfähige Zone zu besitzen, da sie besser und mit grösserer Stosskraft den Grund durchdringen können. Bei den in Frage stehenden Luftwurzeln dagegen sind die Bedingungen des Wachstums ganz ähnlich denjenigen, welche für Sprosse dargelegt wurden. Hier ist kein Widerstand zu überwinden; wie Zweige ragen diese Wurzeln frei in die Luft hinaus oder hängen von ihrem Entstehungsorte an niederwärts. Unter solchen Bedingungen wachsen die Luftwurzeln von *Vanilla* und anderer *Orchideen*, die Nährwurzeln von *Monstera*-, *Anthurium*- und *Podophyllum*-Arten. Längsschnitte durch dieselben zeigen, wie oben beschrieben wurde, in der Tat ein Bild, welches sehr an einen Spross erinnert.

Doch liegen die Verhältnisse nicht bei allen Luftwurzeln so einfach, und es drängen sich überhaupt eine Anzahl Fragen auf, deren genaue Beantwortung wohl nicht an Pflanzen unserer Gewächshäuser möglich ist, sondern nur in der Heimat dieser Bürger der Tropen selbst.

Nicht alle Luftwurzeln zeigen nämlich eine grosse Streckungszone. Für die Haftwurzeln wurde dies von Went, wie bereits erwähnt, experimentell ermittelt. Bei Sachs<sup>1)</sup> findet sich folgende Bemerkung: „Dass bei den Luftwurzeln der *Aroideen* die wachsende Region aber auch viel kürzer sein kann, zeigten mir zwei Wurzeln von *Philodendron grandifolium*, wo ich sie nur 10—15 mm lang fand, also nicht viel länger als an der Hauptwurzel von *Faba*.“ Ferner untersuchte ich selbst eine Anzahl Luftwurzeln von *Vanda furva*, *Aerides odorata*, *Oncidium sphacelatum* und fand, dass ihre Gefässe keine bedeutende Streckung zeigen. Warum nun diese Erscheinung, da es sich in allen Fällen nicht um Erdwurzeln, sondern um echte Luftwurzeln handelt? Bei den Haftwurzeln steht die geringe Streckungszone vielleicht im Zusammenhang mit der physiologischen (mechanischen) Funktion, welche diesen Wurzeln zukommt. Aus Abbildungen geht hervor, dass solche Wurzeln zwar ungleich länger sind als etwa die Klammerwurzeln unseres Epheu, allein im Vergleiche zu Nährwurzeln sind sie doch wieder kurz.

Anders liegen die Verhältnisse bei den mit einem Velamen radicum ausgestatteten Luftwurzeln. Hier übt das Vorhandensein eines starken Velamens einen Einfluss auf die Grösse der Streckungszone aus. Man vergleiche nur die Abbildung eines Längsschnittes durch die Spitze einer Luftwurzel von *Oncidium sp.* bei de Bary<sup>2)</sup>, und man wird zur Meinung hingeführt, dass eine bedeutende Streckung der primären Elemente des Gefässbündels kaum erfolgen kann, weil sie durch den Tracheidenmantel des Velamens verhindert wird. Bei *Oncidium sphacelatum*, welche ich untersuchte, fand ich ein 8—10 Zelllagen mächtiges Velamen. Gestreckte Gefässe konnte ich auf Längsschnitten keine beobachten. Es waren zwar Spiralgefässe vorhanden, jedoch nur spärlich. Ueberhaupt liessen sich in allen von mir untersuchten diesbezüglichen Fällen Ring- oder Spiralgefässe auffinden, doch zeigten dieselben, sobald die Wurzel mit einem starken Velamen versehen war, eine nur ganz unbedeutende Streckung. War das Velamen von nur geringer Entwicklung, so machte sich auch eine ausgiebigere Streckung der primären Elemente bemerkbar.

Dass die Nährwurzeln rasch wachsen und eine grosse Streckungszone besitzen, ist leicht verständlich, wenn wir die Lebensweise der betreffenden Pflanzen uns ins Gedächtnis rufen. So viel mir bekannt, handelt es sich vielfach um Organismen, welche wenigstens in ihrer Jugend Epiphyten sind. Sie leben auf Bäumen und senden von da ihre Nährwurzeln aus. Sie haben natürlich einen physiologischen Vorteil davon, dass diese möglichst schnell den Boden erreichen und ihrer Funktion zugeführt werden. In einigen Fällen werden diese Wurzeln später zu Stützwurzeln und übernehmen so neben der Funktion der Ernährung zugleich jene der Festigung als Traggerüste gleichwie Stämme. Sie machen alsdann auch ganz den Eindruck von Stammorganen, so dass es einem dieser Verhältnisse ungewohnten Beschauer schwer wird, in diesen Gebilden Wurzeln zu erkennen. Auch

<sup>1)</sup> Sachs, Abhandlungen über Pflanzenphysiologie. Bd. II. pag. 876.

<sup>2)</sup> de Bary, Anatomie. pag. 237.



das anatomische Bild einer solchen Wurzel wäre wohl imstande, bei nur flüchtiger Betrachtung ein Stammorgan vorzutäuschen.

Ich habe eine junge Stützwurzel von *Ficus elastica*, für welche allerdings eine Differenzierung in Nähr- und Haftwurzeln nicht angegeben wird, anatomisch untersucht. Die Wurzel stammt aus dem botanischen Garten von Buitenzorg und besitzt einen Durchmesser von 8 mm. Der Querschnitt zeigt ein Bild, welches auf den ersten Anblick ganz an einen Stammquerschnitt erinnert. Bei genauerem Zusehen bemerkt man jedoch in der Mitte die zentripetalen Reihen der primordialen Gefässe, welche eine sternförmige Figur bilden. Die Wurzel ist hexarch, und grosse Markstrahlen führen nach den sechs Hadromplatten. Auf radialen Längsschnitten erscheinen alsdann gestreckte Ring- und Spiralgefässe. Der Abstand zweier Ringe beträgt bis 22  $\mu$ . Diese Wurzeln hängen bekanntlich, ehe sie den Boden erreichen, wie lange Schnüre von den Aesten herab.

Für die Nährwurzeln im allgemeinen gibt Schimper<sup>1)</sup> an, dass sie, wenn die Erde erreicht ist, ihr Längenwachstum bald einstellen, dass aber kurz hinter ihrem Ende eine Anzahl Wurzeln hervorbrechen, die im Boden weiter wachsen. Es wäre interessant, zu untersuchen, wie nun diese Wurzeln zweiter Ordnung hinsichtlich der Gefässbildung sich verhalten. Wahrscheinlich werden sie den typischen Erdwurzeln nahe stehen, da sie unter gleichen Lebensverhältnissen wie diese sich befinden. Dass es wirklich so sein dürfte, scheint mir aus folgender Beobachtung hervorzugehen. Ich untersuchte Luftwurzeln und zwar Nährwurzeln von *Anthurium regium*, die frei von der Pflanze herabhingen und den Boden noch nicht erreicht hatten. Ich fand Gefässe, welche eine recht bedeutende Streckung aufweisen. Darauf untersuchte ich ein Stück einer Nährwurzel (von einem Topfexemplare), die in den Boden eingedrungen und daselbst fortgewachsen war. Auf Längsschnitten fand ich wohl einzelne Ring- und Spiralgefässe mit geringem Abstände der Ringe und flachen Windungen; gestreckte Gefässe konnte ich jedoch keine auffinden. Die Wurzel zeigte auch schon äusserlich eine mehr gedrungene Gestalt als die herabhängenden eigentlichen Luftwurzeln.

Vielleicht würde es sich auch lohnen, der Frage nachzugehen, wozu denn jene Pflanzen mit eigentlichen Luftwurzeln, wie sie *Vanilla* besitzt, ein so rasches Wachstum derselben zeigen? Möglicherweise zur schnellen Vergrösserung der Oberfläche, da diese Wurzeln ja als Wasserdampf kondensierende Organe funktionieren.

Die Zweckmässigkeit all dieser Erscheinungen und Tatsachen lässt sich, wie bereits bemerkt, weit besser und vollständiger in einem tropischen Klima erkennen und nachweisen; ich bin auf diese Dinge gestossen, weil ich mir bei meinen Untersuchungen über Erdwurzeln die Frage vorlegte, wie sich wohl Luftwurzeln verhalten werden.

## § 12. Wurzeln von Wasserpflanzen.

Wir haben früher (§ 8) gesehen, dass die geringe Länge der Zuwachszone bei Erdwurzeln als eine Folge der Lebensbedingungen und der Funktion, die sie haben, betrachtet werden muss. Wenn diese Lebensbedingungen sich ändern, kann auch die Grösse der Zuwachszone und die Struktur der wasserleitenden Elemente eine andere sein, wie das für gewisse Luftwurzeln gezeigt wurde.

Den Lebensbedingungen, wie sie für Luftwurzeln vorhanden sind: Wachstum in einem widerstandslosen Medium, kommen jene Umstände am nächsten, unter welchen Wasserpflanzen, insbesondere flottierende, leben. Man möchte nun erwarten, dass diese Verhältnisse sich in ähnlicher Weise wie bei Luftwurzeln geltend machen würden. Das scheint jedoch nicht der Fall zu sein. Ich habe die Wurzeln einiger Pflanzen, die hier in Betracht kommen, untersucht und zwar sowohl frei schwimmender als auch solcher, deren Wurzeln noch in den Boden eindringen, aber gewiss auch keinen nennenswerten Widerstand zu überwinden haben. Es hat sich hierbei folgendes ergeben.

Bei *Vallisneria spiralis* L. beträgt die Länge der gefässlosen Zone 0,7 mm. Die ersten zu beobachtenden Elemente lassen die Art ihrer Verdickung nicht genau erkennen; es können enge Ring- und Spiralgefässe sein oder aber auch netzförmig verdickte Elemente. Gestreckte Gefässe sind in keiner Region wahrzunehmen.

*Veronica Beccabunga* L. besitzt eine gefässlose Zone von etwa 0,4 mm. Die ersten Gefässe sind spiralig verdickt; eine kleine Streckung ist vorhanden, jedoch ist dieselbe sehr gering.

<sup>1)</sup> Schimper, Pflanzengeographie, pag. 336.



*Trianea bogotensis*. Die gefässlose Zone misst 1,8 mm. Die der Spitze zunächst liegenden Elemente zeigen spiralige Verdickungen. Zuweilen treten in demselben Gefässe zwei Spiralen auf. Abstand zweier Umgänge  $3,5 \mu$ . Weiter rückwärts ist in keiner Zone irgend eine Streckung wahrzunehmen.

*Eichornia crassipes*. Die Länge der gefässlosen Zone beträgt 1,3 mm. Die ersten Gefässe sind deutlich spiralig verdickt. Ganz vorn beträgt der Abstand zweier Spiralen  $2,8 \mu$ ; etwas weiter rückwärts bis  $3,5 \mu$ . In einem andern, etwas weiltumigern Gefässe aus einer dickern Wurzelspitze wurden Abstände bis zu  $4 \mu$  beobachtet. Jedoch sind die Abstände schon bei der Anlage etwas grösser gewesen als im ersten Falle. Ein grösserer Streckungsbetrag wurde nirgends wahrgenommen.

Aus diesen Beobachtungen ergibt sich, dass zwischen den Wurzeln vieler Landpflanzen und denjenigen der untersuchten Wasserpflanzen hinsichtlich der anatomischen Struktur der Erstlingsgefässe kein nennenswerter Unterschied vorhanden ist.

Die ersten zwei Pflanzen *Vallisneria* und *Veronica*, die überhaupt den Landpflanzen sehr nahe stehen, und deren Wurzeln noch in das Substrat eindringen, verhalten sich ganz wie viele typische Landpflanzen. Bei *Trianea* und *Eichornia* ist etwas auffallend die bedeutende Länge der gefässlosen Zone. Doch gibt es auch unter den Landpflanzen solche, deren Wurzeln Ähnliches zeigen (*Cephalanthera pallens*.) Verhältnisse aber, wie viele Luftwurzeln sie zeigen, treten auch nicht entfernt zutage.

Hier fühle ich eine Lücke in meiner Arbeit, weil die Untersuchung nur so wenige Wasserpflanzen umfasst. Aus diesem Grunde kann auch nichts Allgemeines über das Verhalten ihrer Wurzeln bezüglich der primordialen Gefässe gesagt werden.

Wären übrigens die Lebensbedingungen und äussern Verhältnisse das allein Ausschlaggebende, so müsste, sobald diese Bedingungen andere werden, auch das Verhalten einer Wurzel sich ändern. Wenn Luftwurzeln eine grosse Streckungszone aufweisen und gestreckte Gefässe besitzen, so müssten wir a priori dasselbe Verhalten auch von Erdwurzeln erwarten, sobald dieselben unter ähnlichen Bedingungen wachsen, wie Luftwurzeln. Wir haben aber bereits gesehen, dass dieses wenigstens bei den Wurzeln der untersuchten Wasserpflanzen nicht der Fall ist. Im Gegenteil! Wacker<sup>1)</sup> hat sogar nachgewiesen, dass die von ihm in Kulturen beobachteten Landpflanzen *Vicia Faba*, *Lupinus albus*, *Helianthus annuus*, *Cucurbita Pepo* an ihren Wurzeln, wenn sie in Wasser kultiviert werden, keine Vergrösserung der Streckungszone, sondern sogar eine Retardation im Längenwachstum ihrer Hauptwurzeln erfahren. Umgekehrt zeigen die Wasserpflanzen *Lemna minor* und *trisluca*, *Azolla filiculoides* und *Hydrocharis morsus ranae* in einem normal durchfeuchteten Gartenboden beinahe gar kein Wurzelwachstum mehr. Ferner wurde von Wacker festgestellt, dass sowohl bei den Landpflanzen, als auch bei den Wasserpflanzen diese Unterschiede im Längenwachstum ihrer Wurzeln in Wasser und Erde nicht eine Folge des verschiedenen Sauerstoffgehaltes dieser Medien sind. Auch der Umstand, dass die Wurzel bei ihrem Wachstum in Erde, nicht aber im Wasser, fortgesetzt an feste Körper stösst, und dass in der Bodenflüssigkeit reichliche Nährstoffe gelöst sind, ist nicht die Ursache der fraglichen Differenzen.

Es liegt nahe, in allen diesen Fällen für ein so auffallendes Verhalten innere Ursachen verantwortlich zu machen, die wir als gegeben betrachten müssen.

### § 13. Physiologisches zum Dimorphismus einzelner Wurzeln, Beobachtungen und Versuche im Anschluss an Pfeffers Experimente.

Ich habe schon oben (§ 7) die Bemerkung gemacht, dass ich in einigen Fällen auf einen gewissen Dimorphismus bei Erdwurzeln ein und derselben Pflanze gestossen bin, dass dieselben äusserlich eine verschiedene Gestalt zeigen und auch anatomische Verschiedenheiten aufweisen. Ich glaube, dass hier die Stelle ist, um auf diese Vorkommnisse zurückzukommen. Zugleich möchte ich damit einige mehr allgemeine Betrachtungen über den Einfluss des umgebenden Mediums auf die Gestaltung der Bodenwurzeln verbinden.

Pfeffer<sup>2)</sup> bemerkt in seiner Physiologie folgendes: „Die Ausdehnung und die Gestaltung in der Wachstumszone ist gewissen Schwankungen unterworfen. So geht die Streckungszone der Zweige bei Abschluss der sommerlichen Periode in Dauergewebe über

<sup>1)</sup> Wacker, Beeinflussung des Wachstums der Wurzeln durch das umgebende Medium. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 32. pag. 115)

<sup>2)</sup> Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Bd. II. pag. 10.



und wird demgemäss beim Austreiben der Knospe erst allmählich wieder hergestellt. Ein ähnlicher Erfolg lässt sich durch künstliche Hemmung des Wachsens erzielen. Insbesondere bei den Wurzeln wird in einem Gipsverband die wachstumsfähige Strecke schliesslich auf den Vegetationspunkt reduziert . . . . Eine gewisse Verschiebung muss immer eintreten, sobald durch innere oder äussere Ursachen das Verhältnis zwischen der Schaffenstätigkeit der Vegetationspunkte und der Streckungszone in irgend einer Weise modifiziert wird. Jedenfalls muss eine wachstumsfähige Zone immer so beschaffen und untergebracht sein, dass sie ihre Aufgaben zu erfüllen vermag, also auch gegen Umbilden genügend geschützt sein.“ Bei den angeführten Versuchen mit eingegipsten Wurzeln fand Pfeffer<sup>1)</sup> folgendes: In Wurzeln von *Faba* war nach 2—3tägigem Eingipsen die wachstumsfähige Zone, welche sonst 10—13 mm beträgt, auf 5—6 mm, nach 25 Tagen auf 3 mm zurückgegangen. — Im starren Gipsverbande rückt die Ausbildung von Dauergewebe allmählich akropetal vor, und Zellen gehen dabei ohne Verlängerung in den Dauerzustand über, welche ohne diese mechanische Hemmung auf die doppelte Länge herangewachsen wären. — Gleichzeitig mit der Ausbildung von Dauergewebe rückt die Bildung von Nebenwurzeln akropetal vor. Ganz analoge Resultate erhielt Pfeffer auch für Wurzeln von *Zea Mays*, *Pisum sativum*, *Vicia sativa*, *Phaseolus multiflorus*, *Helianthus annuus*.

Was die anatomischen Verhältnisse speziell betrifft, fand Pfeffer<sup>2)</sup>, dass mit der Ausbildung von Dauergewebe auch die Gefässbündel bis nahe an die Spitze vorrücken, und nach der zwangsweisen Hemmung werden endlich, 1—2 mm von der Spitze entfernt, ausgebildete Gefässe gefunden, die normalerweise in gleicher Ausbildung 20—40 mm hinter der Spitze auftreten. In einer Keimwurzel von *Vicia Faba* waren nach 15—27tägigem Eingipsen ausgebildete Tüpfel- und Spiralgefässe nur 1,1 mm vom Scheitelpunkte des Wurzelkörpers entfernt, während in normalen Wurzeln diese Gefässe erst 25—35 mm von der Spitze entfernt diese Ausbildung erreichen. Die Spiralgefässe waren etwas flacher geworden. Bei *Zea Mays* waren die Gefässe nach 11tägigem Eingipsen bis auf 0,4 mm gegen den Scheitelpunkt vorgerückt, während sie normaler Weise erst 30—40 mm von diesem entfernt die gleiche Ausbildung erreichen. Soweit Pfeffer in seinen Ausführungen.

Es ist nun klar, dass der Boden durch seine Beschaffenheit in ähnlicher Weise das Wachstum und die Gefässbildung einer Wurzel beeinflussen kann, wie es Pfeffer durch einen Gipsverband vermochte, nur sind die Faktoren und Erscheinungen nicht so gut kontrollierbar wie beim Laboratoriumsversuche. Ich habe diese Verhältnisse zwar nicht umfassend und systematisch studieren können, da ich erst im Laufe meiner anatomischen Untersuchungen darauf aufmerksam wurde. Dennoch will ich hier einiges mitteilen.

Ganz allgemein fand ich, dass bei den Pflanzen, deren Wurzeln in trockenem, steinigem oder auch zähem, lehmigem Boden vegetieren, die Gefässe der letztern weiter gegen den Scheitelpunkt vorgerückt sind, als bei den Wurzeln jener Pflanzen, die in einem lockern, sandigen oder auch sumpfigen, überhaupt einem leichter durchdringbaren Boden wachsen. Was insbesondere die primordialen Gefässe anbetrifft, finden sich in Wurzeln der erst erwähnten Standorte selten Gefässschläuche mit Ringen und Spiralen von typischer Form, meist zeigen die Verdickungsleisten zahlreiche Anastomosen und nähern sich den oben (§ 7) beschriebenen Verdickungsformen. Bei Wurzeln der in zweiter Linie namhaft gemachten Standorte finden sich fast immer echte Spiral- und Ringgefässe, wie das der grössere Betrag der gefässlosen Zone auch erwarten lässt. In Wurzeln solcher Standorte fand ich die ausgeprägtesten Spiralgefässe, welche mir bei Bodenwurzeln überhaupt begegneten. Die zwei extremsten mir bekannt gewordenen Fälle bei Pflanzen von natürlichen Standorten sind die folgenden.

Bei *Fraxinus excelsior* fand ich bei Exemplaren aus trockenem, etwas steinigem Boden in den Wurzeln die Gefässe vorgerückt bis 0,18 mm hinter der Spitze. Zugleich waren weder Spiral- noch Ringgefässe auffindbar, sondern nur Elemente mit andern Verdickungsformen.

*Eupatorium cannabinum* dagegen, aus sumpfigem Boden, zeigte in den Wurzeln eine gefässlose Zone von 3,5 mm Länge und deutliche Spiralgefässe.

Das sind nun Pflanzen mit extrem verschiedenen Standorten. Auch das makroskopische Aussehen der Wurzeln ist schon ein ganz verschiedenes. Bei *Fraxinus* sind dieselben

<sup>1)</sup> Pfeffer, Druck und Arbeitsleistungen, pag. 120 ff.

<sup>2)</sup> Ebenda.



kurz, gedrungen und reichlich verzweigt, während sie bei *Eupatorium* lang und unverzweigt sind.

Aber auch bei einer und derselben Pflanze fand ich Unterschiede betreffs der Wurzeln, die wohl nur durch Bodeneinflüsse zu erklären sind. So beobachtete ich, dass bei *Clematis vitalba* L. und *Viburnum lantana* die gefässlose Zone der Wurzeln bei Exemplaren aus feuchtem, wenig steinigem Boden etwas länger ist, als bei solchen aus sehr trockenem, insbesondere steinigem Schotterboden.

Ein anderer Fall betrifft die Wurzeln von *Abies excelsa*. Als ich Material sammelte, nämlich Wurzelspitzen, grub ich einmal zwei junge Tännchen aus. Der Standort war ein steiniger, trockener Boden, welcher besonders auch der Sonnenhitze ausgesetzt war, so dass die Tännchen kein gutes Fortkommen zeigten. Sie besaßen ein reich verzweigtes Wurzelwerk, das aber schon äusserlich den Eindruck langsamen Wachstums machte. Diese Wurzeln (Fig. 36) besitzen eine gefässlose Zone von 0,7—1 mm Länge, und für sie habe ich oben (§ 7) das Fehlen von Ring- und Spiraltracheiden und das Auftreten behöftporiger Elemente beschrieben. Später grub ich nochmals junge Tännchen aus, jedoch in einem sehr wasserreichen Boden. Die oberste Schicht desselben war relativ trocken, von Kies und Erde gebildet. Der Untergrund war ein Schotterboden, welcher von einem nahen Wasserlaufe ganz durchtränkt war. Ich fand nun an den gut aussehenden und leicht herauszuhebenden Bäumchen ganz oben ähnliche Wurzeln wie im ersten Falle, dann aber, in die Tiefe dringend, eine grössere Zahl langer, hellbräunlich gefärbter Wurzeln, die viel dicker waren, sehr üppig aussahen und in einzelnen Fällen eine Länge von mehr als 40 cm erreichten. (Fig. 35). Für diese Wurzeln beträgt die gefässlose Zone 2,5—3 mm. Die Struktur der zuerst sichtbaren Elemente wurde schon oben (§ 7) beschrieben. Hervorzuheben ist, dass die Wurzeln der ersten Art, also von trockenen Standorten, reichlich Seitenwurzeln besitzen, und zwar bis kurz hinter die Spitze der Hauptwurzel, während die Wurzeln der zweiten Art unverzweigt sind. Pfeffer führt, wie wir oben sahen, das Vorrücken der Bildung von Nebenwurzeln als Folge der mechanischen Hemmung durch den Gipsverband an.

Wurzeln mit ähnlichem Dimorphismus, jedoch in engeren Grenzen, beobachtete ich ferner bei einem Exemplare von *Aspidium filix mas*. Die kurzen Wurzeln zeigen die ersten Elemente 0,4 mm hinter der Spitze, die längeren etwa 1,1 mm. Da ich die betreffenden Wurzeln nicht selbst sammelte, ist es mir nicht möglich, etwas sicheres über die Bodenverhältnisse beizufügen.

Um zu erfahren, ob Bodenverhältnisse wohl auch so starke Hemmungen des Wachstums hervorzubringen vermöchten, wie Pfeffer dieses künstlich durch Eingipsen bewirkte, liess ich Pflanzen von *Zea Mays* und *Vicia Faba* 20–25 Tage in einem harten, wenig durchfeuchteten Boden wachsen. Die anatomische Untersuchung freipräparierter Wurzeln solcher Pflanzen ergab, dass bei *Zea Mays* die Gefässe bis auf 0,3 mm gegen den Scheitelpunkt vorgerückt waren, während Pfeffer dieselben nach 11tägigem Eingipsen auf 0,4 mm vorgeschoben fand. Bei *Vicia Faba* waren dieselben bis auf 0,5 mm vorgerückt, bei den Versuchen Pfeffers nach 15—27tägigem Eingipsen auf 1,1 mm. Bei *Zea Mays* fanden sich unter den am weitesten vorgeschobenen Elementen, also 0,3 mm rückwärts von der Spitze bereits porös und netzförmig verdickte Gefässe. Ob echte Ring- und Spiralgefässe auch noch vorhanden sind, vermochte ich nicht festzustellen, jedoch beobachtete ich Formen, welche Uebergänge zwischen spiraliger und netzförmiger Struktur zeigten. Bei *Vicia Faba* fand ich bei der trockenen Kultur keine echten Spiralgefässe, während Pfeffer noch Spiralgefässe mit flachen Windungen beobachtete. Ich konnte nur Formen mit porös-netzartigen Verdickungen feststellen und als jüngste Elemente scheinbare Spiralgefässe, die aber so zahlreiche Anastomosen besitzen, dass eine Streckbarkeit absolut ausgeschlossen ist. Zum Vergleiche wurden die beiden Pflanzen auch in Wasserkulturen gezogen. Bei den Wurzeln aus solchen war in beiden Fällen die gefässlose Zone bedeutend grösser als oben. Dieselbe war jedoch nicht genau bestimmbar, weil in den Gefässschläuchen ein ganz allmähliches Hervortreten der Verdickungen stattfindet. Die der Spitze zunächst liegenden Gefässe zeigten echte Spiralen oder Ringe, zwar auch ohne bemerkbare Streckung. Elemente mit netzförmig poröser Verdickung fanden sich erst ziemlich weit rückwärts.

Aus diesen Versuchen ergibt sich, dass die Bodenbeschaffenheit in der Tat ein das Wachstum und die innere Gestaltung der Wurzel beeinflussender Faktor ist. Insbesondere zeigt sich, wenigstens für diese speziellen Fälle, dass die Verdickungsform sowie das ört-



liche Auftreten der primordialen Gefässe oder Elemente in einigem Masse von der Beschaffenheit des umgebenden Mediums abhängig sind.

Im allgemeinen habe ich bei meinen Untersuchungen über die Länge der gefässlosen Zone nebst den anatomischen Begleiterscheinungen das eingangs dieses Kapitels mitgeteilte Resultat erhalten, nämlich ihre beschriebene Abhängigkeit von der Bodenbeschaffenheit. In vielen einzelnen Fällen habe ich jedoch öfters keine genaue Uebereinstimmung gefunden, selbst bei Wurzeln einer und derselben Pflanze des gleichen Standortes. Teilweise wird der Grund darin liegen, dass die einzelnen Wurzeln individuelle Schwankungen zeigen. Auch habe ich zu wenig Vergleichsmaterial von verschiedenen Standorten zu meiner Verfügung gehabt. Eine eingehende Untersuchung dieser Verhältnisse wird sich jedenfalls auch die Frage vorlegen müssen, welche Rolle die systematische Verwandtschaft in all diesen Dingen spielt.

### Zusammenfassung der Resultate des I. Teils.

1. Die Gefässbündel monokotylar Stämme lassen sich in 9 Typen ordnen, wobei vom 1. bis zum 9. die Begrenzungsfläche zwischen Hadrom und Leptom immer kleiner wird.

2. Für die Modellierung dieser verschiedenen Bautypen dürften in Betracht kommen: ernährungsphysiologische und mechanische Momente, sodann auch der Einfluss des zeitlichen Beginnes und Verlaufes der Vegetationsperiode.

3. Vom mechanischen Standpunkte aus sind zu erklären die Bündel des 6. und 8. Typus.

4. Die Lehre, dass im Stengel die Vasaileile immer ihre engsten Gefässe nach innen (im Blatte nach oben), die weitesten nach aussen (im Blatte nach unten) kehren, darf nicht zu sehr verallgemeinert werden, da eine ganze biologische Gruppe ein gegenteiliges Verhalten zeigt. Diese Erscheinung, dass Gefässbündel nach Bildung von wenigen oder gar keinen englumigen Primanen sofort sehr grosse oder grösste Gefässe bilden und mit kleinsten aufhören, ist durch die starke Transpiration zu erklären, welche bei schnell einsetzender und rasch sich entwickelnder Vegetation auf einmal vergrösserte Anforderungen an das Leitungssystem stellt.

Die genannte Erscheinung findet sich, was beachtenswert ist, bei Pflanzen, deren ganze Vegetationsdauer auf eine kurze Zeit beschränkt ist. (Biologische Gruppe der Zwiebel- und Knollengewächse.)

### Zusammenfassung der Resultate des II. Teils.

1. Der Ausdruck „primordiales Gefäss“ ist weder als ein anatomischer noch als ein anatomisch-physiologischer, sondern nur als ein zeitlicher aufzufassen.

2. Die eigentümlichen biologischen Verhältnisse und Aufgaben der Erdwurzeln verbieten nicht bloss eine beträchtliche Länge der Streckungszone, sondern rufen in vielen Fällen eine besondere Ausgestaltung der primordialen Elemente hervor. In den extremsten derartigen Vorkommnissen fehlen Ring- und Spiralgefässe ganz. Anschliessend daran, zeigen andere Wurzeln Erstlingselemente mit anastomosierenden Ringen und Spiralen. Endlich folgen solche, die wohl echte Ring- und Spiralverdickungen aufweisen, aber keine bemerkenswerte Streckung derselben zeigen. Allen diesen Fällen gegenüber steht eine Gruppe mit stammähnlichem Verhalten, d. h. mit mehr oder weniger gestreckten Ring- und Spiralgefässen (gewisse Luftwurzeln).

3. In Wurzeln aus lockerm oder sumpfigem Boden sowie insbesondere in Luftwurzeln (2) ohne starkes Velamen und in Nährwurzeln, die sämtlich infolge des geringen Widerstandes, der ihrer Verlängerung entgegen steht, eine grosse Streckungszone besitzen, zeigen die Primordialgefässe spirale oder ringförmige Verdickung mit grösseren



Abständen. Die Abhängigkeit des Baues der primordialen Gefäße von den Bodenverhältnissen wurde durch vergleichende Untersuchungen und durch einige Kulturversuche dargetan. Letztere ergaben, dass durch die Bodenbeschaffenheit ähnliche Wirkungen zutage treten, wie sie nach Pfeffers Versuchen (Eingipsen) künstlich hervorgerufen wurden. Insbesondere werden durch gewisse Böden Wachstumshemmungen hervorgerufen, welche ein apikales Vorrücken der Gefäßbildungszone veranlassen und die Bildung von ringförmig und spiralförmig verdickten Primordialelementen mehr oder weniger unterdrücken. Individuelle Verschiedenheiten und Erblchkeitsverhältnisse beeinflussen indes in noch nicht bekannter Weise ebenfalls die in Rede stehenden Strukturen.

4. Entwicklungsgeschichtlich wurde festgestellt, dass in Wurzeln von *Ranunculus nemorosus*, *Veronica Anagallis* und teilweise auch in solchen von *Ligustrum vulgare* ein und dasselbe Gefäß in seinem Verlaufe von der Spitze nach rückwärts eine verschiedene Struktur zeigt.

## Literatur-Verzeichnis.

- de Bary, A. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig 1877.  
Frank, B. Lehrbuch der Botanik. Bd. I. Leipzig 1892.  
Grisebach, A. Die Vegetation der Erde. Leipzig 1872.  
Haberlandt, G. Physiologische Pflanzenanatomie. II. Auflage. Leipzig 1896.  
Kny, L. Ueber einige Abweichungen im Bau des Leitbündels der Monokotyledonen. (Sonderabdruck aus den Verhandlungen des bot. Vereins der Provinz Brandenburg. Berlin 1881.)  
Lange, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der verholzten Gefäße und Tracheiden. (Flora. Bd. 74. 1891.)  
Laux, W. Ein Beitrag zur Kenntnis der Leitbündel im Rhizom monokotyler Pflanzen (Inauguraldissertation. Berlin 1887.)  
v. Mohl, H. Vermischte Schriften botanischen Inhaltes. Tübingen 1845.  
Nägeli, C. Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. Heft I. Leipzig 1858.  
Nathansohn, A. Beiträge zur Kenntnis des Wachstums der trachealen Elemente. (Jahrb. für wiss. Botanik. Bd. 32. 1898.)  
Pax, F. Prantls Lehrbuch der Botanik. XI. Auflage. Leipzig 1900.  
Pfeffer, W. Druck- und Arbeitsleistungen durch wachsende Pflanzen. Leipzig 1893.  
Pfeffer, W. Pflanzen-Physiologie. II. Aufl. Bd. II. Leipzig 1901.  
Rikli, M. Botanische Reisestudien auf einer Frühlingssfahrt durch Korsika. Zürich 1903.  
Russow, E. Betrachtungen über das Leitbündel und Grundgewebe aus vergleichend morphologischem und phylogenetischem Gesichtspunkte [Festschrift.] Dorpat 1875.  
Russow, E. Vergleichende Untersuchungen etc. (Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St. Pétersbourg. Tome 19. 1873.)  
Sachs, J. Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1893.  
Sachs, J. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. II. Aufl. Leipzig 1889.  
Schimper, A. F. W. Die epiphytische Vegetation Amerikas. (Bot. Mittg. a. d. Tropen. Heft 2. Jena 1888.)  
Schimper, A. F. W. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.  
Schwendener, S. Gesammelte botanische Mitteilungen. Berlin 1898.  
Strasburger, E. Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. III. Aufl. Jena 1898.  
Wacker, J. Die Beeinflussung des Wachstums der Wurzeln durch das umgebende Medium. (Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 32. 1898.)  
Went, F. A. F. C. Ueber Haft- und Nährwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten. (Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg. Vol. XII.)  
Zimmermann, A. Die Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Breslau 1887.

## Erklärung der Figuren.

Sämtliche Figuren wurden mit Hilfe des Abbesehen Zeichenapparates entworfen. In den Figuren 1—6 und 9—20 finden sich unten die Gefäße, während *l* die Lage des teilweise durch punktierte Linien abgegrenzten Leptoms bezeichnet. Die Figuren 21—29, 31, 40—44 stellen die Endigungen von Elementen in Wurzelspitzen dar, und zwar sind es immer die dem Vegetationspunkte zunächst liegenden, also die jüngsten. Vor ihnen befanden sich in allen Fällen keine differenzierten Hadromelemente.

Fig. 1. *Leucocjum vernum*. Gefäßbündel aus dem Stammquerschnitt 3—4 cm oberhalb der Zwiebel. Vergr. 240.

Fig. 2. *Scilla bifolia*. Bündel aus einem Blattquerschnitt. Vergr. 240.

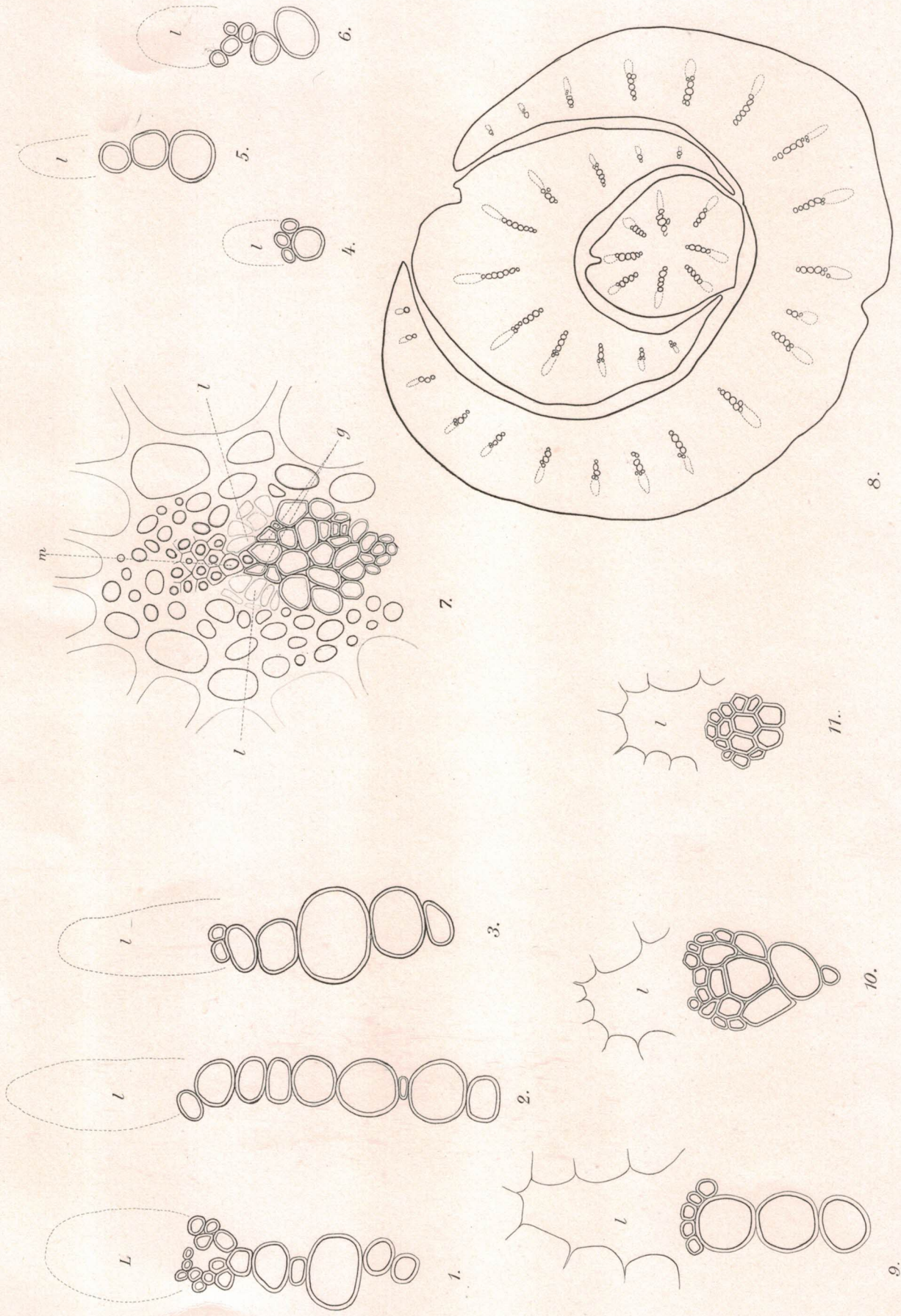


- Fig. 3. *Galanthus nivalis*. Bündel aus einem Blattquerschnitte, zeigt die Abplattung der Gefässe. Vergr. 240.
- Fig. 4. *Leucojum vernum*. Kleines Bündel aus einem Stammquerschnitt unterhalb der Blüte, beginnt innen mit dem grössten Gefässe. V. 240.
- Fig. 5. *Scilla bifolia*. Bündel aus einem Blattquerschnitte. Sieht der Hadromplatte einer Wurzel ähnlich. Vergr. 240.
- Fig. 6. *Leucojum vernum*. Aus einem Blattquerschnitt. Vergr. 240.
- Fig. 7. *Tofieldia calyculata*. Gefässbündel aus einem Stammquerschnitt. *g* Gefässe, *l* Leptom, durch *m*, mechanische verdickte Zellen, in zwei Teile geteilt. Vergr. 500.
- Fig. 8. *Scilla bifolia*. Skizze eines Querschnitts durch Stamm und Blätter etwa 2 cm oberhalb der Zwiebel. Vergr. 30.
- Fig. 9–11. *Narcissus poeticus*. Gefässbündel von Querschnitten, welche unten, in der Mitte und zu oberst durch das Blatt gehen. Fig. 9 zeigt deutlich bandförmige Anordnung der Elemente des Hadroms, während dieselbe bei 10 kaum, bei 11 gar nicht mehr zu beobachten ist. Vergr. 240.
- Fig. 12. *Narcissus poeticus*. Gefässbündel aus einem Querschnitt durch den Stamm 4 cm unter dem Hochblatt. Der Hadromteil ist gegen das Leptom geradlinig abgegrenzt; um letzteres gruppieren sich mechanische Zellen in bogenförmiger Anordnung. Vergr. 240.
- Fig. 13. *Narcissus poeticus*. Bündel aus einem Querschnitt über dem Hochblatt. Der mech. Belag ist verloren gegangen. Der Hadromteil hat eine bifurkate Gestalt angenommen. Vergr. 240.
- Fig. 14. *Colchicum autumnale*. Gefässbündel aus einem Stammquerschnitt; beginnt mit den engsten Gefässen und endigt mit den grössten. Vergr. 240.
- Fig. 15. *Colchicum autumnale*. Gefässbündel aus einem Blattquerschnitte. Die grössten Gefässe befinden sich in der Mitte. Gegen das Leptom zu finden sich kleinere und kleinste. Vergr. 240.
- Fig. 16. *Fritillaria tenella*. Gefässbündel aus dem Stammquerschnitt. Das Bündel beginnt mit grosslumigen Gefässen, schliesst mit bedeutend engern. Vergr. 240.
- Fig. 17. *Allium sphaerocephalum*. Bündel aus dem Stammquerschnitt. Vergr. 240.
- Fig. 18. *Arum maculatum*. Bündel aus dem Stammquerschnitt. Vergr. 240.
- Fig. 19, 20. *Gladiolus* sp. (frühblühende Art aus einem Gewächshaus). Fig. 19. Querschnitt eines Gefässbündels aus dem Stamm. Fig. 20. Bündel aus einem Blattquerschnitt. Die äussersten engen Gefässe sind porös verdickte Gefässe (die Wandung derselben ist in der Zeichnung etwas zu dick ausgefallen). Vergr. 240.
- Fig. 21. *Equisetum* spec. (vergl. das oben über die Fig. 21–29, 31, 40–44 Bemerkte). Vergr. 500.
- Fig. 22. *Neottia nidus avis*. Vergr. 500.
- Fig. 23, 24. *Epipactis latifolia*. 24 bei hoher Einstellung. Die punktierten Umrisse treten erst bei etwas tieferer Einstellung hervor. V. 500.
- Fig. 25, 26. *Vinca minor*. Vergr. 500.
- Fig. 27. *Majanthemum bifolium*. Vergr. 500.
- Fig. 28, 29. *Anagallis arvensis*. Vergr. 500.
- Fig. 30. *Viburnum Lantana*. Elemente aus der vordersten Spitze der Wurzel. *a* Zellschlauch mit beginnender netzförmiger Verdickung, die im Präparat noch zarter ist als hier in der Zeichnung. *b* netzförmig porös verdickte Tracheide. Vergr. 500.
- Fig. 31. *Viburnum Lantana*. Vergr. 500.
- Fig. 32. *Ligustrum vulgare*. Aus der Spitze einer Wurzel. *a* zwei Tracheiden, deren porös netzförmige Verdickung nicht gezeichnet ist, begleitet von Elementen, die mit Hoftüpfeln versehen sind. *l* das Lumen dieser Elemente. Vergr. 500.
- Fig. 33. *Veronica Anagallis*. Zwei Stücke eines und desselben Gefässes aus einer Wurzelspitze. *a* der jüngere Zustand mit spiraligen Verdickungen, die teilweise anastomosieren, geht allmählich in den Zustand *b* über, welcher eine netzförmige Verdickung aufweist. Vergr. 500.
- Fig. 34. *Ranunculus nemorosus*. Drei verschiedene Stadien eines und desselben einer Wurzelspitze entstammenden Gefässes. *a* das jüngste, *c* das älteste. Vergr. 500.
- Fig. 35. *Abies excelsa*. Stück einer der längern Wurzeln aus stark feuchtem Boden; hellbräunlich gefärbt, unverzweigt.  $\frac{1}{1}$
- Fig. 36. *Abies excelsa*. Stück einer der kürzern Wurzeln, aus trockenem Boden; mit Verzweigungen.  $\frac{1}{1}$ .
- Fig. 37. *Monstera dilacerata*. Längsschnitt durch eine Luftwurzel (Nährwurzel). *c* bezeichnet die Seite, wo sich das Mark befindet. Vergr. 430.
- Fig. 38. *Vanilla planifolia*. Längsschnitt durch eine Luftwurzel. *c* bezeichnet die Markseite. Vergr. 430.
- Fig. 39. *Ligustrum vulgare*. *a* Zellschlauch mit zart netzförmigen Verdickungen, gegen die Vegetationsspitze der Wurzel zu am meisten vorgeschoben, *b* Stück eines fertigen Elementes. Vergr. 500.
- Fig. 40. *Polygonatum verticillatum*. Vergr. 500.
- Fig. 41. *Vicia sepium*. Vergr. 500.
- Fig. 42. *Abies excelsa*. Ende einer Tracheide mit Hoftüpfeln, aus der Spitze einer der kürzern Wurzeln (Fig. 36). Vergr. 500.
- Fig. 43. *Aspidium filix mas*. Ende einer Tracheide aus einer der längern Wurzeln. Vergr. 500.
- Fig. 44. *Aspidium filix mas*. Ende einer porös verdickten Tracheide aus einer der kürzern Wurzeln. Vergr. 500

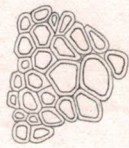
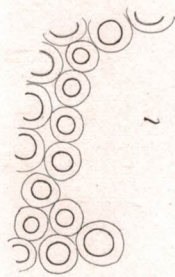
Erklärung der Figuren



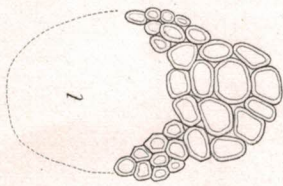




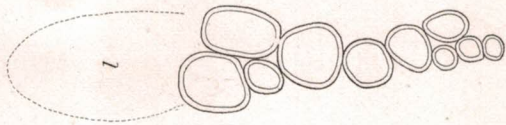




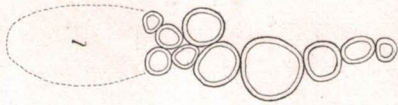
12.



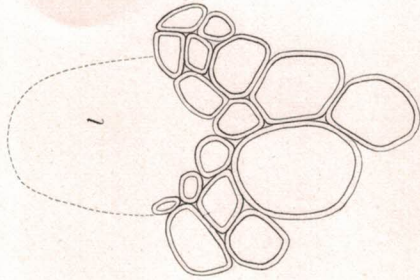
13.



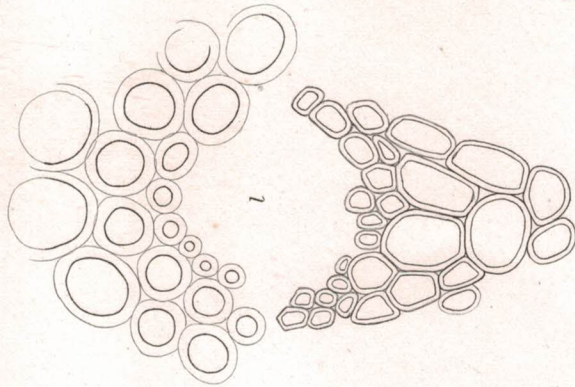
14.



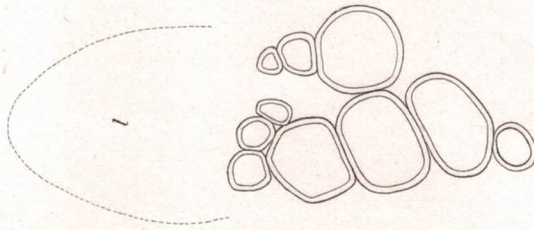
15.



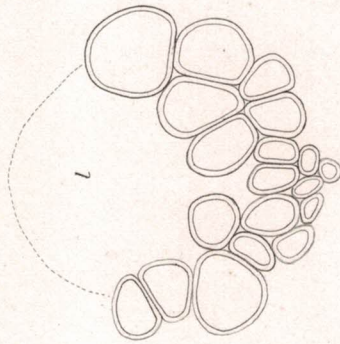
16.



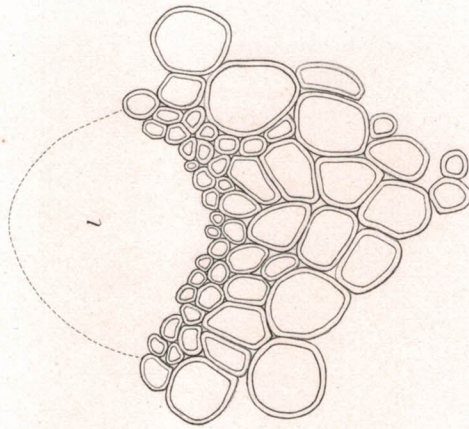
17.



18.



19.



20.



